

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

A teoria metabólica da ecologia e o padrão espacial de riqueza de espécies de anfíbios do Novo Mundo

Fernanda A. S. Cassemiro

Prof. Dr. José Alexandre Felizola Diniz-Filho (Orientador)

Brasília, novembro de 2009.



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

A Teoria Metabólica da Ecologia e o padrão espacial de riqueza de espécies de anfíbios do Novo Mundo

Fernanda A. S. Cassemiro

Prof. Dr. José Alexandre Felizola Diniz-Filho (Orientador)
Universidade Federal de Goiás - GO

Tese apresentada ao Programa de Pós- Graduação em Biologia Animal como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Doutora em Biologia Animal.

Brasília, novembro de 2009.


Tese de Doutorado

Fernanda Aparecida da Silva Cassemiro

Título:

“A teoria metabólica da ecologia e o padrão espacial de riqueza de espécies de anfíbios do Novo Mundo”

Comissão Examinadora:


Prof. Dr. José Alexandre Felizola Diniz Filho
Presidente / Orientador
UnB


Prof. Dr. Rafael Dias Loyola
Membro Titular Externo não Vinculado ao Programa
UFG


Prof. Dr. Paulo De Marco Júnior
Membro Titular Externo não Vinculado ao Programa
UFG


Prof. Dr. Reuber Brandão
Membro Titular Interno Vinculado ao Programa
UnB


Prof. Dr. Mário Almeida Neto
Membro Titular Interno não Vinculado ao Programa
UnB

Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli
Membro Suplente
Interno Vinculado ao Programa
UnB

Brasília, 11 de novembro de 2009.

APRESENTAÇÃO

Recentemente, muito se tem debatido sobre os processos que regem os gradientes latitudinais de diversidade. Isso se deve principalmente aos avanços computacionais na área de estatística espacial, impulsionando os estudos macroecológicos, bem como à uma maior disponibilidade de dados de distribuição e variação ambiental em escalas continentais. Em face disso, antigas teorias que tentam explicar os padrões latitudinais de riqueza de espécies vêm sendo testadas com mais robustez, ao mesmo tempo em que muitas outras têm surgido. Uma das mais recentes propostas para explicar esses padrões é a Teoria Metabólica da Ecologia (Metabolic Theory of Ecology – MTE), a qual tem instigado um caloroso debate na Ecologia.

Basicamente, essa teoria prediz que os padrões de riqueza de espécies em amplas escalas espaciais resultariam da dependência das taxas metabólicas individuais em relação à temperatura. Dessa forma, a MTE foca no entendimento da interface entre fisiologia, ecologia e evolução, baseando-se na taxa metabólica entre os organismos. Uma das principais premissas que fundamentam a teoria é que o metabolismo individual é importante para a Ecologia, pois é através dele que os organismos interagem com seus ambientes. No entanto, essa teoria, da forma que foi proposta por seus fundadores, possui várias falhas no que diz respeito aos métodos estatísticos utilizados para testar o efeito da temperatura sobre a riqueza de espécies, bem como problemas conceituais.

Diante desse cenário, esta tese foi elaborada com o intuito de propor uma metodologia mais adequada para o teste da MTE, utilizando diferentes

abordagens estatísticas, além de analisar a magnitude da aplicabilidade da teoria, testando seus pressupostos com dados de anfíbios do Novo Mundo. Assim, esta tese potencialmente fornece subsídios metodológicos e conceituais para o avanço dessa teoria na Ecologia.

Os resultados das análises feitas com os anfíbios estão dispostos em quatro artigos: o primeiro teve o objetivo de analisar o padrão de riqueza de espécies e verificar qual região da América as predições da MTE melhor se ajustam (Apêndice 1); o segundo ressaltou os problemas metodológicos da teoria, utilizando duas diferentes abordagens estatísticas (Apêndice 2); o terceiro avaliou se a temperatura é o principal determinante das taxas evolutivas e se essas aumentam em direção os trópicos (Apêndice 3) e, por fim, o quarto, caracterizou as principais limitações e a aplicabilidade da MTE, no que diz respeito às violações de seus pressupostos (Apêndice 4).

Para apresentar esses artigos, esta tese foi estruturada da seguinte maneira: a seção 1 *“introdução e fundamentação teórica”* apresenta uma revisão geral dos padrões macroecológicos, incluindo os desenvolvimentos metodológicos e as principais hipóteses sugeridas. A seção 2 *“objetivos”* descreve os objetivos deste trabalho, relacionando cada um ao seu artigo específico. Na seção 3 *“metodologia”* é apresentado um esboço geral das atividades envolvidas no trabalho; nesse caso, inicialmente estão descritos mais detalhadamente os procedimentos para obtenção dos dados e, posteriormente, é feita uma breve descrição das análises estatísticas envolvidas, uma vez que cada artigo apresenta uma descrição mais detalhada de suas análises. A seção 4 *“resultados e discussão”*, por sua vez, apresenta um relato geral dos principais resultados de

cada artigo, com a discussão interpretativa dos mesmos. Da mesma forma, as conclusões de cada artigo encontram-se resumidas na seção 5 "*conclusões*". Finalmente, cada um dos artigos com descrição detalhada de hipóteses, metodologias, resultados e discussão foi anexado na parte final do trabalho, seção 7. "*apêndices*", seguindo a ordem do desenvolvimento do trabalho apresentado acima.

AGRADECIMENTOS

Com muita admiração, agradeço primeiramente, meu orientador José Alexandre, pela maestria com que propôs a idéia original desta tese, que foi sendo moldada após vários resultados e discussões. Também sou muito grata pela sua paciência e ensinamentos, os quais foram responsáveis por aumentar o meu gosto pela ciência.

Aos meus queridos pais por entenderem a distância e saberem lidar com a saudade, que permeou meus pensamentos durante toda a elaboração desta tese.

Agradeço imensamente à minha família goiana: Marta, Édison, Thomaz e Gustavo, que me deram carinho, apoio incondicional e ótimos momentos de descontração.

Ao Thiago, por ter facilitado as análises de estatística espacial ao elaborar o SAM e por estar sempre presente na minha vida, acompanhando toda a minha jornada acadêmica, dando excelentes sugestões e carinho.

Como eu tenho o enorme privilégio de ter muitos amigos, prefiro deixar aqui o meu agradecimento a todos eles não citando nomes, pois o risco de esquecer algum é enorme. Dessa forma, deixo aqui a minha inestimável gratidão àqueles que torceram e ficaram felizes com as minhas conquistas. Obrigada meus amigos do LETS, de Maringá, Brasília, Goiânia e aqueles que estão espalhados pelo mundo afora.

À Capes, pela concessão da bolsa, ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal e ao Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese (LETS) pelo suporte técnico, logístico e intelectual!

SUMÁRIO

| | | |
|-----|---|----|
| 1 | INTRODUÇÃO E FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA | 12 |
| 1.1 | Padrões macroecológicos | 12 |
| 1.2 | Origem e aspectos teóricos da teoria metabólica da ecologia | 22 |
| 2 | OBJETIVOS..... | 27 |
| 3 | METODOLOGIA | 29 |
| 3.1 | Dados das espécies: mapas de extensão de ocorrência, tamanho do corpo e filogenia | 29 |
| 3.2 | Dados Ambientais | 31 |
| 3.3 | Análise espacial..... | 31 |
| 4 | RESULTADOS E DISCUSSÃO..... | 36 |
| 4.1 | Não-estacionariedade, gradientes de diversidade e a teoria metabólica da ecologia | 36 |
| 4.2 | Autocorrelação espacial, seleção de modelos e teste de hipóteses: implicações para testar a teoria metabólica em anfíbios do Novo Mundo | 39 |
| 4.3 | A teoria metabólica da ecologia e as taxas evolutivas de anfíbios hilídeos do Novo Mundo..... | 45 |
| 4.4 | O custo de assumir o desconhecido: o debate acerca do uso da teoria metabólica da ecologia para explicar os gradientes de riqueza..... | 51 |
| 5 | CONCLUSÕES | 57 |
| 6 | REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 60 |
| 7 | ANEXO..... | 74 |
| 8 | APÊNDICES | 78 |

SUMÁRIO DE TABELAS

| | |
|--|----|
| Tabela 1 Resultados da seleção de modelos baseados nos valores de AIC calculados através dos modelos de regressão linear simples (OLS) e simultâneo autorregressivo (SAR), incluindo os valores de Δ AIC e os pesos padronizados de Akaike (w). O melhor modelo de cada abordagem está em negrito. O valor de I refere-se ao coeficiente de autocorrelação de I de Moran nos resíduos da OLS, na primeira classe de distância geográfica (0-463 km)..... | 40 |
| Tabela 2 Coeficientes lineares (b) das regressões OLS e SAR da riqueza de espécies (\ln) no Novo Mundo sobre sete variáveis ambientais..... | 42 |
| Tabela 3 Variáveis explanatórias dos valores da inclinação da reta esperados pela Teoria Metabólica da Ecologia para dez famílias de anfíbios do Novo Mundo..... | 53 |

SUMÁRIO DE FIGURAS

Figura 1 (A) Padrão espacial da riqueza de espécies de anfíbios no Novo Mundo; (B) Relação entre riqueza de espécies de anfíbios (\ln) e temperatura para o Novo Mundo. A temperatura é expressa como $1/kT$, onde k é a constante de Boltzman e T é a temperatura média em graus Kelvin.....36

Figura 2 Padrões da variação espacial nos parâmetros da regressão da relação entre \ln - riqueza de espécies de anfíbios e $1/kT$. (A) Valores da inclinação da reta (b); (B) ajuste do modelo (r^2) e (C) resíduos do GWR.....37

Figura 3 (A) Padrão espacial da riqueza dos hilídeos no Novo Mundo (pool de espécies); (B) Padrão espacial dos valores da inclinação da reta (b) na relação entre números de linhagem e tempo; (C) Padrão espacial das taxas de especiação (primeira ocorrência da espécie Ma^{-1}) e (D) Taxas de extinção (Espécies Ma^{-1}).....45

Figura 4 Relação entre temperatura e riqueza de hilídeos no Novo Mundo.....46

Figura 5 (A) Inclinação da reta (b) da relação entre riqueza de espécies e taxas de especiação (primeira ocorrência das espécies Ma^{-1}) em função da temperatura ($1/kT$); (B) Relação entre \ln -taxas de especiação e temperatura ($1/kT$).....47

Figura 6 (A) Relação entre vários níveis de organização dos anfíbios do Novo Mundo e os valores da inclinação da reta (\ln - riqueza de espécies e temperatura ($1/kT$)); (B) Relação entre vários níveis de organização dos anfíbios e o coeficiente de determinação (r^2) da relação entre \ln -riqueza de espécies e temperatura ($1/kT$).....50

RESUMO

A Teoria Metabólica da Ecologia (MTE) tenta explicar os gradientes latitudinais de biodiversidade. Baseada na cinética bioquímica do metabolismo, a MTE basicamente apresenta uma precisa predição quantitativa de como a riqueza de espécies deveria variar com a temperatura ambiental, expressa como $1/kT$: linearmente com uma inclinação da reta (b) de aproximadamente $-0,65$. Utilizando dados de 3019 espécies de anfíbios do Novo Mundo avaliou-se qual é o melhor teste estatístico para se testar as predições da MTE, bem como qual região do espaço geográfico essas predições melhor se aplicam. Além disso, foi avaliado se as taxas evolutivas são função da temperatura e se a magnitude dos desvios de b predito pela MTE para a relação entre riqueza e temperatura é função de violações dos pressupostos da teoria. As análises mostraram que a MTE possui algumas falhas metodológicas e conceituais, como a falta de incorporação da estrutura espacial dos dados e o ajuste da teoria em apenas uma limitada área geográfica do mapa. A correlação entre temperatura e taxas evolutivas mostrou-se fraca. Adicionalmente, cerca de 60% dos desvios de b predito foram devido à violações nos pressupostos. A hipótese que os padrões de riqueza são uma função da temperatura ambiental é simplificada e não considera outros processos ecológicos e ambientais. Contudo, seria possível obter derivações múltiplas da equação principal da MTE considerando as idiosincrasias dos fatores espaciais, biológicos e ecológicos que são essenciais ao entendimento dos padrões de biodiversidade.

1 INTRODUÇÃO E FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

1.1 *Padrões macroecológicos*

Há um contínuo debate na literatura ecológica sobre os mecanismos que determinam os padrões espaciais de riqueza de espécies em ampla escala (Rohde 1992, Rosenzweig 1995, Gaston 2000, Whittaker *et al.* 2007, Willig *et al.* 2003, Hawkins *et al.* 2003, Mittelbach *et al.* 2007). O aumento no número de espécies dos pólos em direção ao equador é bem conhecido para a maior parte dos grupos de organismos, em diferentes níveis hierárquicos, e vários mecanismos têm sido propostos para explicar esses padrões. Entretanto, mesmo após dois séculos de trabalho (Hawkins 2001), ainda há poucas explicações aceitas e as causas que geram esses padrões continuam a nos intrigar. Apesar do decréscimo na diversidade taxonômica (riqueza de espécies) dos trópicos em direção aos pólos ser o padrão geográfico mais estudado em ampla escala (Hawkins 2001), foi apenas nas últimas décadas que esse padrão tornou-se uma questão central em ecologia geográfica e biogeografia.

Em 1972, Robert MacArthur reacendeu o debate acerca dos fatores que regem os padrões de diversidade, comentando que a estrutura do ambiente, a morfologia das espécies e diferenças nas dinâmicas populacionais são características essenciais de todos os padrões geográficos (Ruggiero & Hawkins 2006). Assim, atualmente há muito interesse no entendimento de fatores ecológicos e evolutivos que influenciam os gradientes de diversidade de espécies (Ricklefs 2004, Jablonski *et al.* 2006, Harrison & Cornell 2007, Roy & Goldberg

2007). Sabe-se que esses gradientes ocorrem em diferentes habitats (Rosenzweig 1995, Willig *et al.* 2003, Hillebrand 2004) e períodos de tempo (Crane & Lidgard 1989, Crame 2001, Mittelbach *et al.* 2007, Powell 2007).

Os ecólogos reconhecem a necessidade de saber os efeitos das restrições filogenéticas, processos climáticos e biogeográficos a fim de interpretar as respostas dos sistemas às variações naturais. Biogeógrafos e sistematas procuram saber como condições ambientais passadas influenciaram a distribuição e diversificação de linhagens de espécies relacionadas. Paleontólogos e macroevolucionistas tentam explicar as causas da variação das taxas evolutivas e os pulsos de especiação e extinção das espécies ao longo de milhares de anos. Para direcionar essas questões, as pesquisas devem ampliar seus limites e explorar a interface entre disciplinas tradicionais.

Em face disso, Brown & Maurer (1989) fundaram uma nova disciplina, a *Macroecologia*, cujo objetivo é estudar as características emergentes de grandes grupos de organismos e analisar os padrões espaciais de diversidade em grandes escalas espaciais, assim como o desdobramento dos processos ecológicos e evolutivos subjacentes a esses padrões (Brown 1995, Blackburn & Gaston 1998). Dessa forma, a avaliação dos padrões ecológicos dentro do gradiente latitudinal de diversidade requer: (i) um grande conjunto de dados com resolução suficiente para detectar padrões (Rex *et al.* 2000) e (ii) uma perspectiva macroecológica que incorpore variação temporal em condições ambientais, a fim de testar se propriedades em grandes escalas respondem como esperado (Rex *et al.* 2000).

Portanto, o estudo de padrões espaciais globais de diversidade é complexo, principalmente devido à impossibilidade de qualquer inferência por

meio de técnicas experimentais ou por controle de variáveis, já que (i) a extensão espacial não comporta tais procedimentos, (ii) o número de variáveis ambientais a serem controladas é praticamente infinito, além de que (iii) quanto maior for a extensão (escala) espacial considerada, maior espera-se que seja a riqueza biológica.

Diante desse cenário, estudos macroecológicos frequentemente são vistos criticamente (Rahbek & Graves 2000, Blackburn 2004), porque ao considerar grandes escalas espaciais, experimentos se tornam praticamente inexeqüíveis, embora estes sejam considerados muito importantes para testar hipóteses ecológicas.

Impulsionado pelo novo programa de pesquisa em macroecologia, um ressurgimento vigoroso desses estudos passou a acontecer nos anos 90. Juntamente com os avanços analíticos, os avanços tecnológicos, tais como o uso de sistemas de informação geográfica (SIGs), têm permitido uma considerável melhora na manipulação de dados biológicos distribuídos espacialmente. Nesse caso, a extensão da área estudada, e a resolução espacial empregada no estudo, tornam-se detalhes de menor importância, ou mesmo o próprio foco do estudo (Rahbek & Graves 2001). Além disso, o próprio dado biológico, como por exemplo, a posição geográfica da área de distribuição da espécie, registros de ocorrência com detalhes taxonômicos, os acervos de museus, estão tornando-se cada vez mais disponíveis na rede mundial de computadores para inúmeros grupos de espécies. Isto, já hoje, e muito mais nos próximos anos, favorece o estudo dos padrões espaciais de diversidade biológica.

Com relação ao conhecimento do ambiente em si, a popularização do uso de sensoriamento remoto e a multiplicação dos algoritmos de estimativa de variáveis ecológicas por imagens de satélite, tornaram a obtenção de variáveis ambientais, antes obtidas apenas através de árduas medições em campo, facilmente disponíveis. Hoje é possível encontrar os dados ambientais e climáticos necessários para avaliar diferentes hipóteses com uma resolução temporal e espacial antes inimaginável (Kerr & Ostrovsky 2003). Essas novas ferramentas e o arcabouço teórico da macroecologia permitem um teste mais efetivo dos diferentes mecanismos ecológicos e históricos que devem explicar os gradientes de diversidade ou riqueza de espécies (Hawkins *et al.* 2003, Diniz-Filho & Bini 2005).

Diante disso, houve um aumento no interesse da aplicação de técnicas de análise espaciais aos problemas em ecologia e biogeografia (veja Fortin & Dale 2005; para uma revisão recente). Isso tem sido motivado pelo ressurgimento do interesse nos gradientes de diversidade em ampla escala e outros padrões macroecológicos, habilidade de lidar com grandes bases de dados sobre biodiversidade, clima e geografia e aplicação de técnicas estatísticas mais sofisticadas que consideram a dimensão espacial dos dados (Keitt *et al.* 2002). Esse último surge do reconhecimento de que fenômenos ecológicos distribuídos no espaço geográfico normalmente geram autocorrelação espacial nos dados biológicos, uma questão que pode ser vista como um “problema” que deve ser resolvido ou uma oportunidade para entender o contexto espacial desses fenômenos (Legendre 1993, Legendre & Legendre 1998).

É notório que os efeitos da autocorrelação espacial sobre os testes de significância de análises em ecologia geográfica, geram uma sub-estimativa dos erros (Legendre 1993, Legendre & Legendre 1998, Diniz-Filho *et al.* 2003, Dormann 2007). Por exemplo, quando a estrutura espacial aparece em resíduos da regressão, é um indicativo de falta de especificação nos modelos de regressão, que geralmente pressupõem uma normalidade de distribuição e erros independentes, com uma variância constante (Lennon 2000, Diniz-Filho *et al.* 2003; para uma discussão sobre as origens da estrutura espacial em dados de riqueza).

Apesar da melhoria dos métodos de estatística espacial que podem ser aplicados aos dados macroecológicos e biogeográficos (Lennon 2000, Lichstein *et al.* 2002, Liebhold & Gurevitch 2002, Legendre *et al.* 2002, Diniz-Filho *et al.* 2003, Hawkins & Porter 2003, Borcard *et al.* 2004, Diniz-Filho & Bini 2005, Bahn 2007, Dormann 2007, Kuhn 2007, para exemplos recentes), muitos ecólogos ainda tem problemas em lidar com o fenômeno da autocorrelação espacial. Simultaneamente, tem havido uma reação crescente contra o uso da abordagem de testes estatísticos padrões quando aplicados aos dados com amplas escalas espaciais em ecologia e evolução, especialmente no que diz respeito aos procedimentos de seleção de modelos (e.g., Quinn & Dunham 1983, Cohen 1994, Hilborne & Mangel 1997, Hobbs & Hilborne 2006, Stephens *et al.* 2007). Com uma conseqüência desse movimento, agora há um aumento no número de pesquisadores que advogam abordagens alternativas para análise dos dados, incluindo métodos bayesianos e procedimentos de seleção de modelos baseados na teoria da informação (principalmente no Critério de Informação de Akaike,

AIC), evitando assim, completamente a abordagem clássica de teste de hipóteses (veja Burham & Anderson 2002, 2004, Ellison 2004, Johnson & Omland 2004, Richards 2005, Stephens *et al.* 2007).

Para ecólogos que trabalham com dados de distribuição geográfica em grandes escalas e medidas derivadas, como riqueza de espécies, é importante ligar essas duas discussões (ou seja, problemas em estimar erros do tipo I na presença de autocorrelação espacial e problemas conceituais com teste de hipóteses) e justificar uma mudança de paradigma de teste de hipóteses para o de seleção de modelos sob o resguardo da teoria da informação, como forma de lidar com problemas de inferências causadas pela autocorrelação espacial (e.g., Stohlgren *et al.* 2005, Segurado *et al.* 2006).

Em decorrência do intenso estudo e avanços metodológicos sobre os padrões de diversidade, muitas hipóteses têm surgido para explicar as origens e manutenção desses padrões (e.g., Rohde 1992, Rosenzweig 1995, Gaston 2000, Whittaker *et al.* 2007, Willig *et al.* 2003, Hawkins *et al.* 2003, Mittelbach *et al.* 2007), porém muitas dessas hipóteses falham por basearem-se em pressupostos lógicos questionáveis, por circularidade de raciocínio ou por ruptura com as evidências empíricas (Rohde 1992). Certamente, a complexidade desses padrões está ligada a fatores de causalidade múltipla, colinearidade entre as variáveis e eventos históricos difíceis de serem medidos e testados. Ricklefs (1973) assim escreveu: *“O padrão latitudinal geral no número de espécies deve estar relacionado a algum fator climático, ou a combinação de fatores, que mudam de forma consistente com a latitude. Vários fatores poderiam servir como candidatos*

adequados: temperatura média, precipitação anual, sazonalidade, para dizer alguns, mas ecólogos têm falhado em encontrar um elo convincente entre diversidade orgânica e padrões no ambiente físico”.

Atualmente costuma-se pensar em cinco grupos de hipóteses tidas como as “mais aceitáveis” para explicar os gradientes de diversidade: clima, tempo evolutivo, heterogeneidade de habitats, disponibilidade de área e as restrições geométricas (Jetz & Rahbek 2001, Whittaker *et al.* 2001, Willig *et al.* 2003). No entanto, dentre essas variáveis, o clima tem sido mostrado consistentemente um dos mais fortes preditores da riqueza de espécies em ampla escala espacial (Hawkins *et al.* 2003).

Acredita-se que o clima (tendo temperatura como a variável mais expressiva) tem influência direta ou indireta sobre as distribuições geográficas das espécies, independentemente de processos de longa duração, como especiação e extinção em escala regional. Desse modo, ocorre um acúmulo de espécies em climas mais propícios. Uma das hipóteses mais discutida é a de energia ambiental. Variações espaciais na disponibilidade de energia podem afetar a riqueza de espécies de duas maneiras: diretamente, via requerimentos fisiológicos dos organismos, e indiretamente, via cadeias tróficas (Wright 1983, Hawkins *et al.* 2003). No primeiro caso, a baixa riqueza de espécies em regiões temperadas estaria relacionada à intolerância dos organismos às baixas temperaturas. No segundo caso, a disponibilidade de água e energia (“dinâmica água-energia”, *sensu* O’Brien 1998) limita a produtividade primária de plantas, que por sua vez, limita a riqueza de herbívoros e assim sucessivamente ao longo da cadeia trófica.

Os estudos que envolvem a hipótese de energia, Hawkins *et al.* (2003a) vem sugerindo que água e energia fornecem uma explicação plausível para a variação da diversidade de plantas e animais em grandes escalas. Além disso, os autores observaram que, para a diversidade de animais, ocorre uma mudança na importância relativa de energia e água dos pólos em direção ao equador. Em outras palavras, em regiões temperadas, onde a água é abundante, a energia parece ser fator limitante à diversidade. Em contrapartida, em regiões tropicais com grande disponibilidade de energia, a água é o fator mais importante (ver Hawkins *et al.* 2003). Recentes estudos têm confirmado essas conjecturas (Rodríguez *et al.* 2005, Whittaker *et al.* 2007).

Há pouco tempo, as hipóteses históricas e evolutivas têm sido uma alternativa elegante quando se tenta explicar os padrões de diversidade (e.g., Hawkins *et al.* 2005, 2006, Wiens & Donoghue 2004, Wiens *et al.* 2006, Donoghue 2008, Krug *et al.* 2008). Um dos desdobramentos dessas hipóteses sustenta que as regiões de clima tropical são mais antigas que as de clima temperado e, portanto, teriam tido mais tempo para diversificar e acumular espécies (hipótese do “tempo para especiação”; Stephens & Wiens 2003). O alicerce para tais sugestões vem de estudos que demonstram a ancestralidade tropical de muitos taxa com distribuição atual em regiões temperadas (e.g., Wiens *et al.* 2006). Além disso, regiões tropicais foram historicamente mais extensas, isto pode ter levado a um aumento das taxas de diversificação devido a efeitos de área ou de maior produtividade e disponibilidade de energia sobre as taxas de especiação e extinção (Chown & Gaston 2000, Mittelbach *et al.* 2007).

A idéia de conservação do nicho ecológico das espécies, proposta por Wiens & Donoghue (2004) foi proposta recentemente com o intuito de explicar melhor tais processos evolutivos com base no tempo e área de ocupação das espécies. De acordo com esse modelo, o padrão de resfriamento das regiões mais temperadas ao norte, iniciado há mais de 30 milhões de anos, causou uma retração das distribuições geográficas das espécies e ocorrência de processos mais fortes de extinção em escala regional. As espécies que permaneceram estariam mais adaptadas a um ambiente tropical e continuariam seu processo de diversificação, e como há uma tendência dos nichos se conservarem no tempo evolutivo, essas regiões tropicais teriam acumulado mais espécies (veja também Wiens & Graham 2005, Wiens *et al.* 2006).

Mesmo com tantas hipóteses, a compreensão dos mecanismos envolvidos nos padrões de diversidade ainda é incipiente. Segundo Marquet *et al.* (2004), as dificuldades em alcançar uma teoria unificada para tais padrões se devem, em parte, ao fato de que a riqueza é uma variável heterogênea. Segundo esses autores, a riqueza de espécies é uma variável agregada, normalmente obtida por meio da sobreposição das extensões de ocorrência de diferentes espécies. Dessa forma, não são consideradas diferenças ecológicas nem as variações nas respostas às mudanças ambientais sob as quais as espécies estão sujeitas. Para tanto, Marquet *et al.* (2004) propõem que a análise dos padrões de riqueza de espécies seja feita através de uma abordagem “desconstrutiva”, na qual o padrão geral é “desmembrado” em grupos de espécies que compartilham determinadas características, como características taxonômicas (p.ex. espécies de uma mesma ordem, família, etc), tamanho da área de distribuição geográfica (espécies

restritas x espécies amplamente distribuídas), tamanho do corpo (espécies pequenas x espécies grandes), e assim por diante.

Assim, apesar dos importantes avanços teóricos e metodológicos e de uma vasta literatura sobre processos macroecológicos que regem a diversidade, um entendimento sintético a esse respeito ainda permanece elusivo, conseqüentemente, nenhum consenso sobre uma teoria que melhor explica esses padrões foi alcançado. De acordo com Gaston *et al.* (2008), significantes passos em direção a tal síntese incluem o entendimento: (1) de diferentes tipos de padrões (intraespecífico, interespecífico e assembléia) e a distinções entre eles; (2) o unificado papel que as distribuições geográficas desempenham na ligação dos padrões juntamente; (3) a necessidade de futuros desenvolvimentos de modelos que liguem diferentes tipos de características biológicas e ecológicas das espécies; (4) as implicações de outras questões metodológicas para a natureza dos padrões observados; (5) a natureza da generalidade de padrões documentados em todos os níveis e particularmente a diferença entre a freqüência com a qual os padrões são documentados na literatura e a variedade de espécies existentes.

1.2 Origem e aspectos teóricos da teoria metabólica da ecologia

Com base em alguns estudos sobre padrões de distribuição espacial de riqueza de espécies é possível assumir que, em algum nível, os padrões de distribuição podem ser relacionados à temperatura e que esta, por sua vez, interfere no metabolismo dos indivíduos. Neste caso, mecanismos metabólicos podem ser de grande utilidade para responder várias questões centrais na ecologia de populações e comunidades, como por exemplo, a regulação populacional e o controle da coexistência de padrões de abundância e diversidade relativas das espécies (Brown *et al.* 2004).

A “Teoria Metabólica da Ecologia” (*Metabolic Theory of Ecology* - MTE) surgiu há cinco anos (Brown *et al.* 2004), com a proposta de explicar uma variedade de padrões macroecológicos, incluindo gradientes de diversidade, ligando processos ecológicos e evolutivos às taxas metabólicas de plantas e animais (Allen *et al.* 2002, 2006, Brown *et al.* 2004). Em geral, a riqueza de espécies segue um padrão, aumentando em direção ao Equador, mas a maioria das explicações sobre esse padrão é fenomenológica, ou seja, origina-se de correlações estatísticas, cuja significância é baseada em testes triviais de hipóteses nulas, que não há relação entre a riqueza de espécies e a variável “causal” hipotetizada. A recente derivação axiomática da MTE fornece uma notável exceção: baseada na cinética bioquímica do metabolismo, a MTE basicamente apresenta uma predição precisa quantitativa de como a riqueza de espécies deveria variar com a temperatura ambiental: linearmente com uma inclinação da reta (*b*) de aproximadamente -0,65 (Allen *et al.* 2002).

A principal equação da MTE tem dois componentes: um alométrico que relaciona o metabolismo com a massa corporal (West *et al.* 1999) e um termodinâmico, que estabelece a relação entre metabolismo e temperatura (Gillooly *et al.* 2001). Neste trabalho, nós enfatizamos seu componente termodinâmico, expresso na seguinte equação:

$$\ln(S) = 1/kT$$

Onde, S é a riqueza de espécies, k é a constante de Boltzmann ($8,62 \times 10^{-5} \text{ eV K}^{-1}$), e T é a temperatura do ambiente em graus Kelvin.

Allen *et al.* (2002) propuseram que os padrões de riqueza de espécies em amplas escalas espaciais resultariam da dependência das taxas metabólicas individuais em relação à temperatura. Esta hipótese metabólica é uma parte da teoria metabólica da ecologia proposta por Brown *et al.* (2004), que é baseada em dois padrões: a taxa metabólica depende da temperatura (e.g., Gillooly *et al.* 2001) e a equivalência energética populacional (Damuth 1981, Enquist *et al.* 1998). Assumindo que a temperatura corporal dos ectotérmicos é semelhante à temperatura ambiental, a hipótese metabólica prediz uma correlação positiva entre a temperatura e a riqueza de espécies pelos seguintes mecanismos: como a temperatura do corpo aumenta, também aumenta a taxa metabólica, resultando em alto uso de energia por indivíduo. Assim sendo, quando a energia da população permanece constante, menos indivíduos podem ser mantidos em uma população, ou seja, a capacidade suporte é reduzida (Brown *et al.* 2004). Considerando que o número total de indivíduos em uma comunidade permaneça constante ao longo do espaço geográfico, o resultado é uma maior riqueza de espécies em regiões mais quentes.

A hipótese de Allen *et al.* (2002) não prediz meramente um aumento na riqueza de espécies em direção aos trópicos, mas usa o fator de Boltzmann ($e^{-E/kT}$, onde E é a energia de ativação do metabolismo, k é a constante de Boltzmann e T é a temperatura do ambiente em graus Kelvin) para prever com mais precisão a forma da relação temperatura-riqueza de espécies. Mais especificamente, a hipótese de Allen *et al.* (2002) prediz que, para organismos ectotérmicos, o logaritmo natural da riqueza de espécies aumentará conforme a função linear de $1000/T$, com uma inclinação da reta de $-E/1000k$ ou -9 . Essa pode ser rearranjada e expressada como uma função de $1/kT$, sendo essa a forma mais usada na teoria metabólica (Brown *et al.* 2004), resultando em uma curva predita de $-E$, ou $-0,78$, podendo esta variar entre $-0,6$ e $-0,7$. No entanto, essa relação não é esperada para endotérmicos, pois a sua taxa metabólica não varia necessariamente com a temperatura, como ocorre para os ectotérmicos (Allen *et al.* 2002).

Portanto, a predição da MTE sobre a variação latitudinal na riqueza de espécies conforme a temperatura, possui alguns pressupostos básicos, ou seja, ela se aplicam somente a (i) grupos de organismos ectotérmicos, (ii) com níveis mais altos de organização (i.e. alta diversidade taxonômica) e (iii) cujo tamanho do corpo e abundância não apresentem variação espacial (Allen *et al.* 2002, Brown *et al.* 2004). A violação de qualquer um dos pressupostos acima pode resultar em valores de b diferentes do predito pela teoria metabólica. Avaliar quantitativamente se a magnitude dos desvios do b predito pela MTE para a relação entre riqueza e temperatura é decorrente de violações dos pressupostos é um importante quesito para o desenvolvimento e sucesso dessa teoria na ecologia.

Cada vez mais estão surgindo avaliações empíricas de como os padrões observados de riqueza se ajustam às predições centrais da MTE (Allen *et al.* 2002, Kaspari *et al.* 2004, Hunt *et al.* 2005, Roy *et al.* 2006, Algar *et al.* 2007), mas, por enquanto, nenhum se propôs a testar todos os pressupostos citados acima. Além disso, como opositores da MTE têm argumentado, esta considera gradientes de diversidade numa variação muito grande de escalas (de montanha à continente, inclusive gradientes globais), além de poder ser aplicada em muitos grupos ectotérmicos (Allen *et al.* 2002, Brown *et al.* 2004), por isso se faz necessário testar a generalidade das predições da teoria para atestar sua solidez.

A despeito disso, muito se tem debatido sobre as violações nos pressupostos da teoria e as falhas que esta apresenta em relação às análises estatísticas sugeridas por seus fundadores. Por exemplo, a proposta inicial para se testar a MTE não considera o problema da autocorrelação espacial, quando se sugere o uso de estatística não espacial, através da regressão linear simples (OLS) para encontrar o valor de b predito pela teoria. Dessa forma, o teste de hipóteses pode ser enviesado, assim é necessário adotar uma abordagem de regressão espacial para testar a hipótese de um valor particular da inclinação da reta da regressão. Além disso, tanto a regressão não-espacial (e.g., OLS) quanto a espacial (e.g., modelos auto-regressivos) assume que a relação entre as variáveis resposta e as preditoras se aplicam igualmente a toda área de estudo (estacionaridade espacial) e assim, fornece uma “média” da área toda. Portanto, embora a violação do pressuposto de estacionaridade na regressão espacial possa criar dificuldades em generalizar seus resultados, a aplicação de modelos que incorporem a não-

estacionaridade dos dados pode ser útil para revelar estruturas espaciais mais complexas quando testamos as previsões da MTE (Jetz *et al.* 2005, Foody 2004).

Embora controversa em vários aspectos (e.g., Cyr & Walker 2004, Koehl & Wolcott 2004, Sterner 2004, Whitfield 2004, Muller-Landau *et al.* 2006, van der Meer 2006, Cassemiro *et al.* 2007a, b, del Rio 2008), a teoria metabólica da ecologia difere das demais por fazer previsões precisas sobre a relação entre os padrões em ampla escala de riqueza de espécies e propõe uma variável ambiental que influencia esses padrões, a temperatura.

Mais recentemente, Allen *et al.* (2006) propuseram uma derivação do modelo metabólico, integrando as taxas evolutivas com a teoria metabólica, usando modelos de genética de populações para prever como a temperatura influencia as taxas de divergência genética entre populações e as taxas de especiação. Esse modelo prevê que as taxas de especiação aumentam em direção aos trópicos e propõe que as taxas metabólicas dos indivíduos são as principais determinantes das taxas evolutivas. Adicionalmente, Allen & Gillooly (2009) propuseram integrar à teoria metabólica da ecologia, conceitos básicos da teoria estoquiométrica da ecologia (Sterner & Elser 2002), que foca a importância da disponibilidade de elementos para os processos ecológicos. Dessa forma, a integração dessas duas teorias procura entender melhor como a energia e a disponibilidade de nutrientes, combinados aos processos que operam em nível individual, podem afetar o fluxo, a armazenagem e a disponibilidade de nutrientes nos ecossistemas.

Sobretudo, as previsões quantitativas da hipótese metabólica para riqueza de ectotérmicos permitem rigorosos testes do mecanismo proposto, pois tanto a dependência da taxa metabólica e a equivalência energética em relação à

temperatura, aplicam-se a organismos que ocupam uma ampla distribuição geográfica (Enquist *et al.* 1998, Gillooly *et al.* 2001). Os anfíbios, por exemplo, garantem todos os pressupostos para se testar a hipótese metabólica, pois, além de serem ectotérmicos, possuem uma ampla distribuição geográfica. Logo, a hipótese metabólica, se correta, poderá dirigir os estudos sobre a riqueza de espécies de taxa ectotérmicos, como os anfíbios, a despeito das diferenças na história evolutiva e/ou requerimento de habitats.

2 OBJETIVOS

Este trabalho tem como objetivo geral estudar o padrão espacial de riqueza de espécies de anfíbios no Novo Mundo, sendo que, especificamente, os objetivos deste trabalho são:

- Testar a predição da hipótese metabólica de que o logaritmo natural da riqueza de espécies é função linear do inverso da constante de Boltzmann vezes a temperatura ($1/kT$), ajustando um coeficiente angular entre -0,6 e -0,7;
- Investigar em qual região do Novo Mundo as predições da MTE melhor se ajustam;
- Avaliar problemas metodológicos que existem no teste da teoria metabólica, especialmente a questão da autocorrelação espacial, que perturba a avaliação da probabilidade exata de erro tipo I dos coeficientes de regressão, em relação a uma hipótese previamente especificada, bem como o tipo de modelo de regressão a ser utilizado e modelos alternativos de teste de hipóteses;

- Examinar se as taxas de especiação aumentam em direção aos trópicos e que a taxa metabólica individual é o principal determinante das taxas evolutivas;
- Verificar se as predições da teoria metabólica se ajustam melhor aos grupos de anfíbios mais diversificados (maior riqueza de espécies) e com nível organizacional mais alto (p. ex. classe e ordem);
- Analisar se existem condições específicas, como domínio geográfico, tamanho do corpo ou estrutura espacial nos dados de subgrupos de anfíbios, nas quais a hipótese metabólica seja capaz de prever, ao menos em parte, o padrão espacial de riqueza de espécies;
- Avaliar se violações nos pressupostos da MTE (invariância espacial do tamanho do corpo e grupos amplamente definidos) afetam a capacidade de prever a relação correta entre temperatura e riqueza de espécies.

3 METODOLOGIA

3.1 *Dados das espécies: mapas de extensão de ocorrência, tamanho do corpo e filogenia*

Para as análises, foram consideradas as distribuições geográficas (extensões de ocorrência) de 3019 espécies de anfíbios no Novo Mundo, obtidas através da base de dados do Global Amphibian Assessment (GAA - veja IUCN *et al.* 2008, disponível em <http://www.natureserve.org>). No entanto, no quarto trabalho (Apêndice 4) foi utilizado dados de somente 1344 espécies de anfíbios, pois foram consideradas as espécies com uma maior distribuição espacial, que ocuparam pelo menos 50% de cada célula do mapa, excluindo todas aquelas cujo dados se restringiam a pontos de ocorrência. Em análises macroecológicas esse critério faz mais sentido, pois espécies com ocorrências pontuais podem ser uma consequência de artifícios amostrais, produzindo “outliers” e fornecendo resultados espúrios. No caso desse trabalho, verificou-se que ao retirar essas espécies pontuais, nenhuma diferença significativa foi observada quando os resultados dos demais trabalhos foram comparados. Isso pode ser devido à grande quantidade de dados.

A distribuição de espécies de anfíbios foi gerada por meio da construção de uma malha geográfica regular geo-referenciada. O Novo Mundo foi dividido em 4187 células (de 1° de longitude e latitude). A escolha dessa resolução foi baseada em recentes estudos que mostram que células de tamanho intermediário (i.e., maiores que 1° e menores que 2° de latitude x longitude) não são nem demasiadamente grosseiras a ponto de causar perda de informações ou falsas

extrapolações, nem demasiadamente “finas” para causar descontinuidades nos padrões investigados, assim sendo, a resolução mais indicada para análises macroecológicas (Hulbert & Jetz 2007). Além disso, células de regiões costeiras com menos de 50% de área continental e as de regiões insulares foram excluídas das análises, evitando assim possíveis efeitos de área.

Com a malha geográfica, uma matriz binária de presença (1) e ausência (0) das espécies de anfíbios foi construída com base nos polígonos de extensão de ocorrência. A riqueza total de espécies de anfíbios nas células foi calculada pelo somatório do número de espécies presentes em cada uma das células. Todos os mapas de extensão de ocorrência foram digitalizados no ArcView 3.2.

A filogenia, calibrada pelo tempo, de 92 espécies da família Hylidae (Wiens *et al.* 2006) foi usada para estimar as taxas de extinção e especiação.

Os tamanhos do corpo de 289 espécies foram extraídos da base de dados Amphibiaweb e da nossa própria base de dados neotropical (2008; veja também Olalla-Tárraga *et al.* 2009). Foi usado o comprimento rostro-cloacal (mm) para Anura e comprimento total (mm) para Caudata e Gymnophiona. No caso de dimorfismo sexual, foi usado o comprimento da fêmea. Devido a distribuição do tamanho corpóreo ser frequentemente assimétrica para direita, médias aritméticas são fortemente influenciadas pela presença de espécies grandes, assim foram calculadas as médias do tamanho corpóreo após transformação logarítmica (daqui em diante denominada de média do tamanho do corpo) para todas as espécies de cada grupo taxonômico.

3.2 Dados Ambientais

Uma vez que a hipótese metabólica de riqueza de espécies utiliza temperatura local, como sendo a variável climática de descrição ambiental, estimativas mensais de temperatura entre 1961 até 1990 foram obtidas de New *et al.* (1999), e calculada a média anual, também em formato de sistema de informação geográfica com resolução espacial de 0.5° x 0.5° (latitude x longitude) e re-projetada para a malha regular utilizada neste trabalho (1° x 1°). O mesmo esquema foi utilizado para testar outras variáveis como preditoras da riqueza de espécies de anfíbios: precipitação anual (PREC), evapotranspiração real anual (AET), elevação (ELEV), evapotranspiração potencial anual (PET), umidade relativa média (HUM), produtividade primária bruta (NPP) (New *et al.* 1999).

3.3 Análise espacial

Primeiramente, analisou-se o efeito da temperatura sobre a riqueza de espécies, seguindo o protocolo analítico proposto por Allen *et al.* (2002) e Brown *et al.* (2004). A ideia de aplicar a MTE para avaliar o gradiente de riqueza é que ao plotar o logaritmo da riqueza de espécies de organismos ectotérmicos contra a temperatura ambiental dará uma específica inclinação da reta da regressão (b), a qual foi derivada baseada no primeiro princípio da termodinâmica e cinética bioquímica em nível celular. Desta forma, testar essa predição particular da teoria metabólica representa a aplicação clássica do teste de hipóteses em ecologia geográfica. Temperatura é dada como $1/kT$, onde a temperatura (T) é expressada em graus Kelvin e k é a constante de Boltzmann (em eV, igual à $8,62 \times 10^{-5}$) e a

inclinação da reta predita deve ser entre -0,6 e -0,7 (Brown *et al.* 2004, mas veja também Evans & Gaston 2005), quando aplicado com um modelo de regressão linear simples (OLS – *ordinary least square regression*).

No entanto, dados geográficos medidos em malhas regulares, como por exemplo, a riqueza de espécies, calculados através de mapas de extensão de ocorrência, são quase sempre fortemente autocorrelacionados espacialmente (Legendre *et al.* 2002, Diniz-Filho *et al.* 2003). Desta forma, a significância estatística dos coeficientes de regressão é frequentemente sobreestimada. Assim, sob forte autocorrelação positiva em curtas distâncias, o número de graus de liberdade é inflado e o teste estatístico se torna muito liberal. Portanto, o teste de hipóteses do modelo OLS pode ser enviesado e é necessário adotar uma abordagem de regressão espacialmente explícita para testar melhor a hipótese sobre um valor específico da inclinação da reta da regressão.

Para lidar com esse efeito, foi usado o modelo GWR (*Geographically Weighted Regression*), que estima os parâmetros da regressão para cada localidade (célula) (Fotheringham *et al.* 2002) (Apêndices 1 e 4). Dessa forma, os valores da inclinação da reta podem ser mapeados e usados para investigar como esses variam ao longo do espaço geográfico e, assim, identificar em qual região do mapa as predições da MTE melhor se ajustam.

Além desse modelo de regressão, foi utilizado também um modelo de regressão espacial auto-regressivo, (especificamente utilizou-se o SAR - *simultaneous autoregressive*) (Apêndice 2). Ao contrário dos modelos tradicionais de regressão (OLS), esse modelo permite levar em conta a estruturação do componente espacial e estimar corretamente os coeficientes da análise de

regressão, bem como o correto intervalo de confiança para cada um desses coeficientes. Dessa forma, se o intervalo de confiança da inclinação da reta da regressão linear entre riqueza de espécies e temperatura (transformada de acordo com a predição original da hipótese metabólica) abarcar o ângulo esperado, o teste corroborará a hipótese.

A probabilidade dos resultados diante de múltiplos modelos tem sido avaliada através da teoria da informação, uma abordagem totalmente diferente do teste de hipótese clássico, cuja escolha do melhor modelo se baseia no critério de Akaike (AIC). Com o objetivo de avaliar se a temperatura é, entre outras variáveis climático/ambientais (ver Apêndice 2), uma boa preditora da riqueza de espécies, foi utilizada a abordagem de seleção de modelos (Burham & Anderson 2002).

As taxas de extinção e especiação foram estimadas utilizando a abordagem da “linhagem-atraves-do-tempo” (*lineage-through-time* - LTT; Harvey *et al.* 1994, Nee *et al.* 1994, Rieckes 2006), a qual é construída retrospectivamente da árvore filogenética contando-se o número de linhagens ancestrais até o presente momento (Nee *et al.* 1992, Nee *et al.* 1994, Baldwin & Sanderson 1998) (Apêndice 3). Uma vez obtidas, as taxas evolutivas foram plotadas contra a temperatura ambiental ($1/kT$) para testar a hipótese de que as taxas evolutivas aumentam exponencialmente com a temperatura, como proposto por Allen *et al.* (2006). Entretanto, quando se realiza uma análise do tipo LTT para células assume-se que as espécies estão presentes em todas as células com suas diversificações, quando na realidade não estão. Assim, na tentativa de minimizar erros ao estimar as taxas evolutivas foram consideradas regiões ao invés de células. Então dados de 2391

células foram usados para dividir as assembleias de hilídeos em 20 regiões ao longo do Novo Mundo, assim diminuindo o efeito da autocorrelação espacial e permitindo um teste mais robusto dos efeitos da temperatura sobre as taxas evolutivas. Para delinear essas regiões foi empregada a análise de cluster *K*-means (Legendre & Legendre 1998) usando a matriz de presença-ausência de 92 espécies de hilídeos que ocorrem nas células do mapa. Desta forma, os dados de riqueza de espécies também foram agrupados por regiões (pool de espécies) e em seguida foram plotados contra a temperatura média ($1/kT$) calculada por região (Apêndice 3).

Com o objetivo de avaliar se a MTE é melhor preditora da riqueza de espécies em níveis organizacionais mais altos (p.ex., Classe e Ordem), as espécies foram desmembradas em vários grupos taxonômicos. Dessa forma, analisou-se independentemente o efeito da temperatura sobre a riqueza de espécies de cada grupo (Classe, Ordem, Família e Gênero), através da regressão OLS (ver Apêndice 4). Nesse sentido, também foi testado o pressuposto de invariância espacial do tamanho do corpo através da análise de tendência de superfície ("*Trend Surface Analysis*" - TSA; Wartenberg 1985).

Por fim, avaliou-se quantitativamente se a magnitude dos desvios do valor de *b*, esperado pela MTE, para a relação entre riqueza de espécies e temperatura é uma função das violações nos pressupostos no modelo de Allen *et al.* (2002). Isso foi testado através de regressão linear simples (OLS) e múltipla, nas quais os valores de *b* encontrados para as dez maiores famílias de anfíbios foram plotados contra cinco variáveis explanatórias (média do tamanho do corpo, estrutura

espacial do tamanho do corpo (r^2 da TSA), riqueza de espécies, $AIC_{ols-gwr}$ e temperatura média).

Todas as análises relacionadas à riqueza de espécies e tamanho do corpo foram feitas com auxílio do programa de análise espacial em macroecologia (SAM – *Spatial Analysis in Macroecology*), versão 3.0 (Rangel *et al.* 2006).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 *Não-estacionariedade, gradientes de diversidade e a teoria metabólica da ecologia (Apêndice 1)*

A riqueza de espécies de anfíbios no Novo Mundo apresentou-se mais alta nos trópicos (Figura 1A), e o valor observado para a inclinação da reta (-0,686) coincide perfeitamente com as predições da MTE (Figura 1B). A relação entre riqueza de espécies e temperatura apresentou um coeficiente de determinação alto ($r^2 = 0,835$), apesar do modelo de regressão linear não ser o mais adequado estatisticamente para descrever os dados. Embora os intervalos de confiança sejam sobreestimados, devido à forte autocorrelação espacial nos dados, a relação permaneceu significativa mesmo após a correção dos graus de liberdade, usando o procedimento de Dutilleul (1993) ($r = -0,914$; $DF = 9,45$; $P < 0,01$; veja também Hawkins *et al.* 2007a).

No entanto, quando aplicado o modelo autorregressivo simultâneo (SAR), houve uma mudança no valor da inclinação da reta ($-0,514 \pm 0,011$), e o r^2 caiu para 0,127. Essas diferenças entre os modelos OLS e SAR indicam que estruturas espaciais possivelmente estão sendo mascaradas em escalas distintas, assim como pode haver variações nos valores da inclinação da reta em diferentes regiões (Diniz-Filho *et al.* 2003).

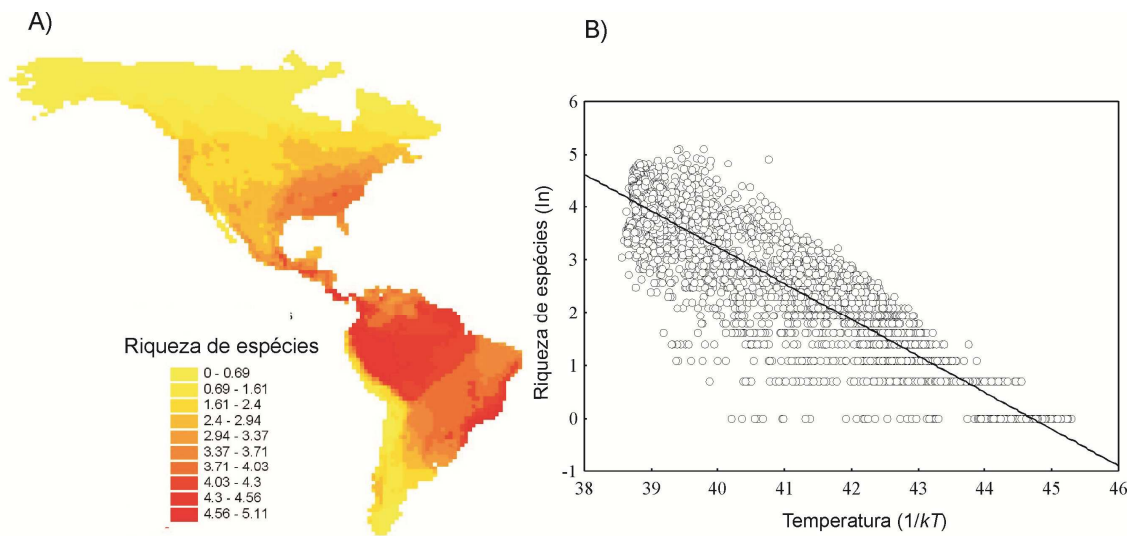


Figura 1 (A) Padrão espacial da riqueza de espécies (\ln) de anfíbios no Novo Mundo; (B) Relação entre riqueza de espécies de anfíbios (\ln) e temperatura para o Novo Mundo. A temperatura é expressa como $1/kT$, onde k é a constante de Boltzman e T é a temperatura média em graus Kelvin.

Quando se aplicou a GWR (Fotheringham *et al.* 2002) para detectar a não-estacionaridade na relação entre riqueza e temperatura, houve uma melhora em relação ao modelo OLS (r^2 do GWR igual à 0,914 e $F = 25,36$) e uma alta não-estacionaridade na relação foi constatada. Além disso, valores locais da inclinação da reta do \ln -riqueza contra $1/kT$ variaram entre -1,33 e +0,97 ao longo do Novo Mundo, com uma média de -0,64 (Figura 2A). Sendo que as latitudes medianas da América do Norte apresentaram um bom ajuste às predições da MTE. No hemisfério norte, tanto o poder de explicação quanto os valores da inclinação da reta aumentaram quase continuamente em direção às latitudes mais altas (Figura 2B), apresentando uma curvilinearidade, corroborando com os resultados de Algar *et al.* (2007) encontrados nessa região. Ademais, os resíduos do GWR não

mostraram autocorrelação espacial (I de Moran na primeira classe de distância foi igual à 0,073; Diniz-Filho *et al.* 2003), embora tenha apresentado valores mais altos, agrupados ao longo de montanhas e costas (Figura 2C).

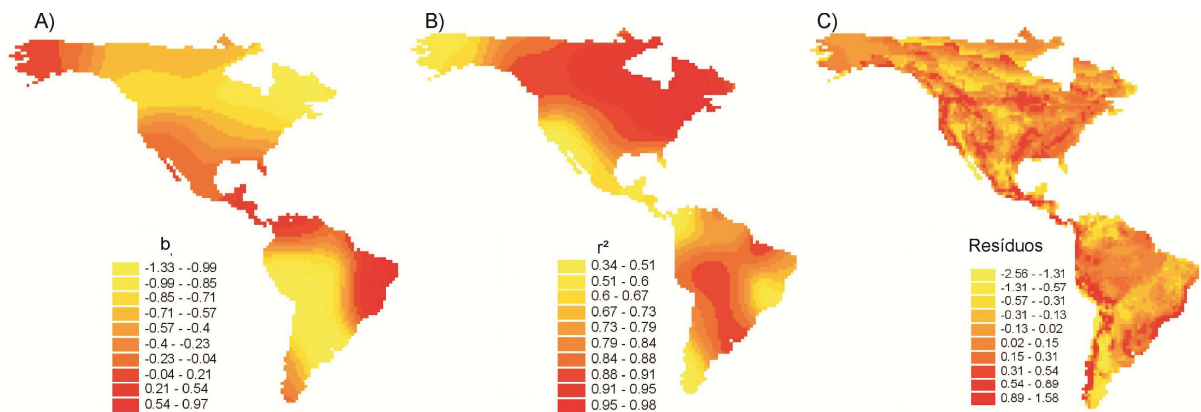


Figura 2 Padrões da variação espacial nos parâmetros da regressão da relação entre ln- riqueza de espécies de anfíbios e $1/kT$. (A) Valores da inclinação da reta (b); (B) ajuste do modelo (r^2) e (C) resíduos do GWR.

Em geral, variações estruturadas espacialmente sob o efeito de múltiplos preditores pode ser a causa da não-estacionaridade na relação testada neste trabalho. Além disso, a não-linearidade e a relação espacialmente estruturada entre as variáveis energéticas que regem a diversidade e temperatura (Clarke & Gaston 2006) pode ser parte da explicação para a não-estacionaridade. Dessa forma, um modelo GWR que usa múltiplas variáveis predictoras poderia ser usado para futuras investigações sobre as causas dessa não-estacionaridade.

Os resultados encontrados pela análise GWR para os anfíbios do Novo Mundo, suporta fortemente a conclusão de Algar *et al.* (2007) que a MTE gera ajustes variáveis em diferentes regiões, com melhores ajustes na América do

Norte. Essa relação curvilínea pode ser atribuída à ausência de importantes componentes ecológicos no modelo de Allen *et al.* (2002) ou por causa da violação nos pressupostos de abundância constante e tamanho do corpo. Além disso, nossa análise GWR mostrou que, mesmo quando a relação é linear, consistente com a MTE, ela pode esconder a não-estacionaridade e padrões mais complexos de variação espacial nas respostas de riqueza à temperatura, criando uma falha nas previsões simples de Allen *et al.* (2002; veja também Hawkins *et al.* 2007b).

4.2 Autocorrelação espacial, seleção de modelos e teste de hipóteses: implicações para testar a teoria metabólica em anfíbios do Novo Mundo (Apêndice 2)

Como no trabalho anterior, o valor de b encontrado (-0,686; $IC_{95\%} = -0,63 - -0,742$; $r^2 = 0,835$), se ajusta às previsões da MTE (Figura 1b). No entanto, observou-se uma forte autocorrelação espacial nos dados para a primeira classe de distância geográfica (0 – 463 km), com um coeficiente de I de Moran igual a 0,427. Isso sugere a aplicação de um modelo de regressão espacial, ou seja, que considere o problema da autocorrelação nos dados. Diante disso, a aplicação do modelo SAR é mais adequada para análise desses dados, pois seus resíduos são menos autocorrelacionados espacialmente. Nesse sentido, o modelo SAR piorou o ajuste do modelo ($r^2 = 0,087$), apresentando o valor de -0,354 para a inclinação da reta ($IC_{95\%} = -0,331 - -0,377$), sendo menos consistente com a teoria metabólica do que o modelo OLS.

A literatura estatística recomenda o uso da regressão espacial na presença de forte autocorrelação nos dados para um teste mais robusto (Diniz-Filho *et al.*

2003, Hawkins *et al.* 2007c). Como Allen *et al.* (2002) não considerou esse problema, pode-se dizer que a MTE não tem muito suporte quando se usa um modelo mais adequado, que considera o problema da autocorrelação espacial.

A diferença dos valores da inclinação da reta dos modelos SAR e OLS pode ser explicada, em grande parte, pela estrutura da covariação espacial encontrada tanto nos dados de temperatura quanto nos de riqueza de espécies (bem como o problema da não estacionaridade; veja Cassemiro *et al.* 2007a). Isso nos auxilia a entender sobre a necessidade de avaliar simultaneamente o efeito da temperatura e outras variáveis preditoras, no contexto da teoria metabólica, enfatizando a importância da comparação de modelos múltiplos que incorporam diferentes conjuntos de variáveis preditoras.

A correlação entre os valores de ΔAIC dos modelos SAR e OLS foi alta ($r = 0,907$), sugerindo uma similar sequência hierárquica entre os modelos alternativos gerados pelos modelos de regressão espacial e não-espacial. Além disso, tanto no SAR quanto OLS, os modelos com todas as variáveis preditoras (TEMP, NPP, PET, AET, PREC, ELEV e HUM) foram retidos como os melhores modelos (i.e., $\Delta AIC = 0$) (Tabela 1). Os outros modelos apresentaram valores de ΔAIC muito altos, portanto, sem explicações parcimoniosas para a riqueza de espécies, sugerindo que a temperatura não é a única variável que prediz os padrões de riqueza.

Tabela 1 Resultados da seleção de modelos baseados nos valores de AIC calculados através dos modelos de regressão linear simples (OLS) e simultâneo autorregressivo (SAR), incluindo os valores de Δ AIC e os pesos padronizados de Akaike (w). O melhor modelo de cada abordagem está em negrito. O valor de I refere-se ao coeficiente de autocorrelação de I de Moran nos resíduos da OLS, na primeira classe de distância geográfica (0-463 km).

| | SAR | | OLS | | |
|---------------------------------------|--------------|----------|--------------|----------|--------------|
| | Δ AIC | w | Δ AIC | w | I |
| AET,PET | 3577.641 | 0.00 | 3567.873 | 0.00 | 0.57 |
| AET,PREC | 3 577.641 | 0.00 | 4319.985 | 0.00 | 0.657 |
| PET,PREC | 3618.091 | 0.00 | 3571.938 | 0.00 | 0.58 |
| AET,PET,PREC | 3618.091 | 0.00 | 3465.549 | 0.00 | 0.593 |
| AET,NPP | 3335.788 | 0.00 | 4305.343 | 0.00 | 0.666 |
| NPP,PET | 3776.86 | 0.00 | 3278.093 | 0.00 | 0.565 |
| NPP,PREC | 3752.266 | 0.00 | 5516.111 | 0.00 | 0.681 |
| AET,PET,NPP | 3312.15 | 0.00 | 3242.638 | 0.00 | 0.586 |
| AET,PET,NPP,PREC | 3148.682 | 0.00 | 3200.8 | 0.00 | 0.601 |
| TEMP,AET | 2190.009 | 0.00 | 856.033 | 0.00 | 0.452 |
| TEMP,PET | 2382.434 | 0.00 | 1985.884 | 0.00 | 0.451 |
| TEMP,AET,PET | 1193.59 | 0.00 | 135.422 | 0.00 | 0.403 |
| TEMP,PREC | 2070.23 | 0.00 | 880.629 | 0.00 | 0.443 |
| TEMP,AET,PET,PREC | 1130.787 | 0.00 | 82.592 | 0.00 | 0.405 |
| TEMP,NPP | 2179.02 | 0.00 | 752.755 | 0.00 | 0.418 |
| TEMP,NPP,PET,AET | 1060.516 | 0.00 | 74.412 | 0.00 | 0.416 |
| TEMP,NPP,PET,AET,PREC | 1003.775 | 0.00 | 40.941 | 0.00 | 0.417 |
| TEMP,NPP,PET,AET,PREC,ELEV,HUM | 0 | 1 | 0 | 1 | 0.431 |
| TEMP,HUM | 2496.984 | 0.00 | 1472.458 | 0.00 | 0.402 |
| TEMP,HUM,AET,PET | 1192.57 | 0.00 | 136.677 | 0.00 | 0.402 |
| TEMP,ELEV | 1521.546 | 0.00 | 1975.022 | 0.00 | 0.444 |
| HUM,ELEV | 4739.809 | 0.00 | 9133.797 | 0.00 | 0.801 |
| ELEV,PREC | 4010.902 | 0.00 | 5685.369 | 0.00 | 0.616 |

Ao comparar os valores de Δ AIC obtidos pelas regressões SAR e OLS com os modelos alternativos, verificou-se que os valores mais baixos foram

encontrados na regressão OLS, assim como em outros estudos (veja Kuhn 2007). Esses valores mais baixos da OLS quando comparados ao SAR se devem ao fato de que a regressão OLS não considera a estrutura espacial. Realmente, todos os modelos OLS contem uma significativa autocorrelação espacial na primeira classe de distância (Tabela 1), portanto, eles não são modelos de máxima verossimilhança porque os resíduos não são independentes. Dessa forma, essa incerteza aparentemente mais baixa não deveria ser vista como uma vantagem da OLS sobre o modelo espacial.

Houve uma diferença nos valores do coeficiente de regressão para a temperatura no melhor modelo selecionado. Usando o AIC, os valores foram -0,496 para SAR e -0,668 para OLS, ao passo que o coeficiente da regressão padronizado foi de -0,66 no SAR e -0,889 na OLS (Tabela 2). A temperatura foi a variável com o coeficiente padronizado mais alto, seguida por AET e RELEV, embora o melhor coeficiente estimado pelo SAR tenha sido menor do que o esperado pela MTE.

Tabela 2 Coeficientes lineares (*b*) das regressões SAR e OLS da riqueza de espécies (ln) no Novo Mundo sobre sete variáveis ambientais.

| | SAR | | | | | OLS | | | | |
|------|----------------------|----------|-------------|----------|----------|----------------------|----------|-------------|----------|----------|
| | <i>b</i> Padronizado | <i>b</i> | Erro Padrão | <i>t</i> | <i>P</i> | <i>b</i> Padronizado | <i>b</i> | Erro Padrão | <i>t</i> | <i>P</i> |
| AET | 0.204 | 0.009 | <0.001 | 12.874 | <0.001 | 0.36 | 0.015 | <0.001 | 19.005 | <0.001 |
| PET | -0.018 | -0.004 | <0.001 | -6.162 | <0.001 | -0.364 | -0.014 | <0.001 | -19.256 | <0.001 |
| PREC | 0.073 | 0.05 | 0.007 | 7.466 | <0.001 | 0.06 | 0.041 | 0.008 | 5.082 | <0.001 |
| HUM | 0.093 | 0.009 | 0.001 | 7.821 | <0.001 | 0.019 | 0.002 | 0.001 | 1.946 | 0.052 |
| ELEV | 0.165 | <0.001 | <0.001 | 18.088 | <0.001 | 0.044 | <0.001 | <0.001 | 6.331 | <0.001 |
| NPP | 0.041 | 0.199 | 0.028 | 7.073 | <0.001 | 0.072 | 0.345 | 0.047 | 7.286 | <0.001 |
| TEMP | -0.66 | -0.496 | 0.017 | -28.232 | <0.001 | -0.889 | -0.668 | 0.013 | -50.335 | <0.001 |

Por causa do alto ΔAIC nos modelos, os pesos de Akaike (w_i) não foram dispersos entre si, sugerindo uma considerável certeza na decisão do melhor modelo. Certamente o modelo com ΔAIC igual à zero foi o melhor modelo no SAR e OLS. Essa ausência de variação nos valores do ΔAIC e no peso de Akaike (w_i) pode ser atribuída à grande quantidade de dados. De acordo com Richards (2005), modelos que ranqueiam o AIC dependem da quantidade dos dados, sendo que modelos mais simples geralmente possuem o melhor ranqueamento quando os dados são escassos. Por outro lado, modelos mais complexos em geral melhoram o ranqueamento quanto maior for a quantidade de dados. O mesmo autor também afirma que quanto mais dados forem coletados, menor a probabilidade de um simples modelo ser julgado como o melhor de acordo com o AIC.

Para o entendimento das predições da teoria metabólica num contexto multivariado, a abordagem de seleção de modelos parece ser a melhor forma de avaliar a importância de múltiplos preditores sobre a riqueza de espécies. Nossas

análises baseadas nos modelos OLS e SAR sugerem que a temperatura é de grande importância para a riqueza de espécies de anfíbios do Novo Mundo, embora os coeficientes do SAR, no modelo de regressão múltipla, também não tenham representado um suporte direto para a teoria metabólica às violações de pressupostos, como, por exemplo, a variação espacial do tamanho do corpo e da abundância (Hawkins *et al.* 2007b). Além disso, é importante notar que muitas espécies de anfíbios têm a capacidade de termorregulação (Hutchinson & Dupré 1992), portanto muitas espécies neste estudo podem ser verdadeiros ectotérmicos, como requerimento para um bom teste da MTE. Por conseguinte, este estudo fornece a base para futuros refinamentos na teoria considerando a fisiologia das espécies, bem como a natureza multivariada e a multi-escala das explicações causais para a riqueza de espécies.

4.3 A teoria metabólica da ecologia e as taxas evolutivas de anfíbios hilídeos do Novo Mundo

As regiões oeste e leste dos E.U.A., leste do Brasil, juntamente com a região dos Andes e norte da América do Sul, foram as que se destacaram com maior riqueza de espécies de hilídeos (Fig. 3A). No entanto, esse padrão de riqueza pode ser produzido quando se considera grandes regiões e não células no mapa, extrapolando, assim, o número de espécies presentes num determinado local para a região toda. Isto pode explicar a expressiva riqueza de hilídeos na América do Norte. Contudo, é sabido que nas regiões temperadas são encontrados muitos clados basais de hilídeos (Smith 2005), o que pode ter contribuído para uma maior riqueza nessas regiões.

A relação entre riqueza de espécies e temperatura foi positiva, com o valor da inclinação da reta de 0,417 (Fig. 4). A temperatura ($1/kT$) explicou 68,5% da variação no logaritmo da riqueza de espécies ($P < 0,001$). Apesar da temperatura explicar uma grande parte da variação da riqueza de espécies, o valor da inclinação da reta apresentou-se longe do predito pela teoria metabólica. Esses resultados revelam que para hilídeos a riqueza de espécies aumenta com a diminuição da temperatura, seguindo um padrão diferente do proposto pela teoria metabólica. De acordo com Hawkins *et al.* (2007a, b), a temperatura não é uma boa variável para predizer a riqueza de espécies em baixas latitudes, onde há uma maior quantidade de energia, enquanto que nas latitudes mais altas, a energia (tendo temperatura como sua variável mais expressiva) é uma das variáveis mais importantes que rege a biodiversidade (Hawkins *et al.* 2003, Whittaker *et al.* 2007).

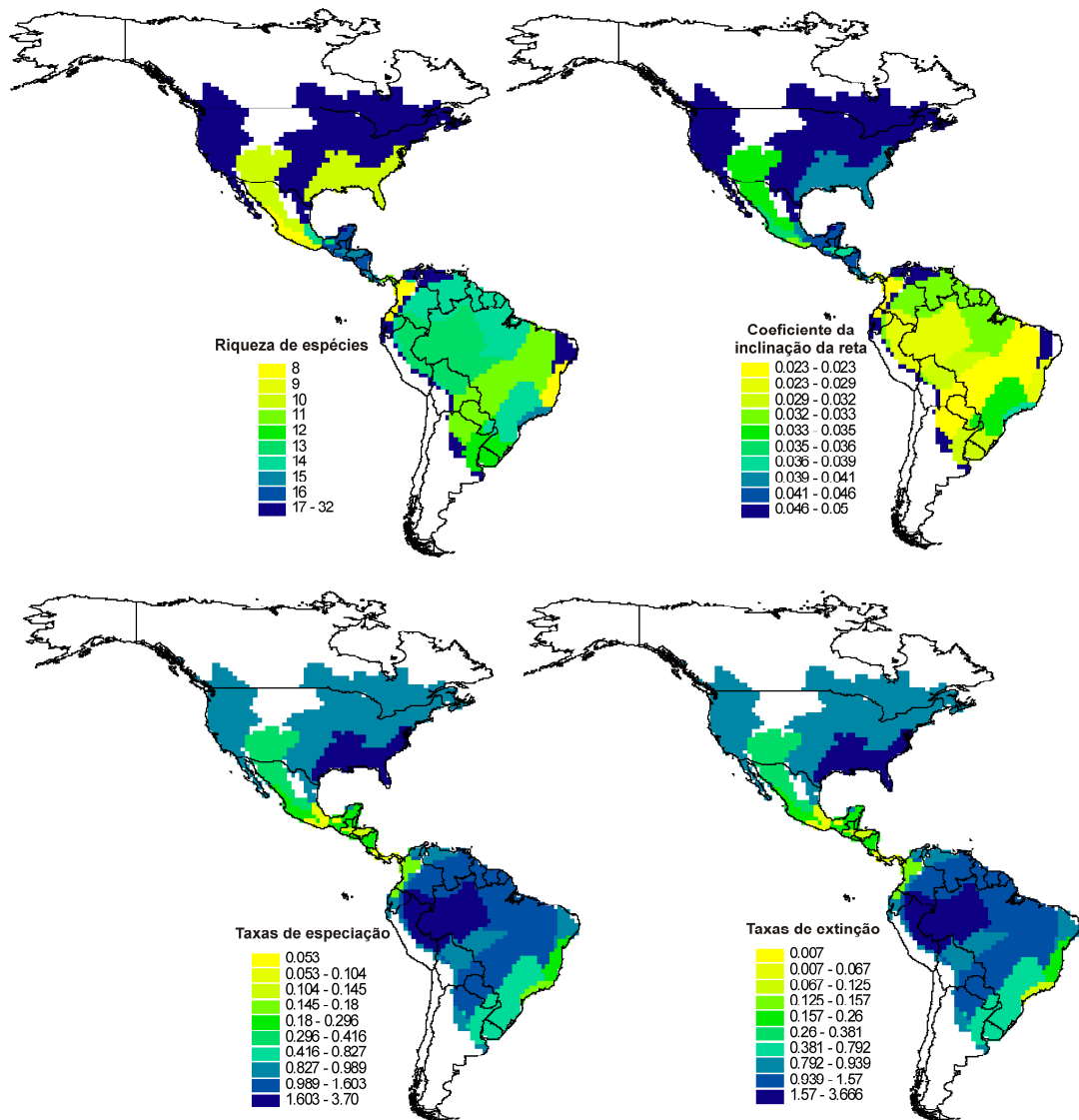


Figura 3 (A) Padrão espacial da riqueza dos hilídeos no Novo Mundo (pool de espécies); (B) Padrão espacial dos valores da inclinação da reta (b) na relação entre números de linhagem e tempo; (C) Padrão espacial das taxas de especiação (primeira ocorrência da espécie Ma^{-1}) e (D) Taxas de extinção (Espécies Ma^{-1}).

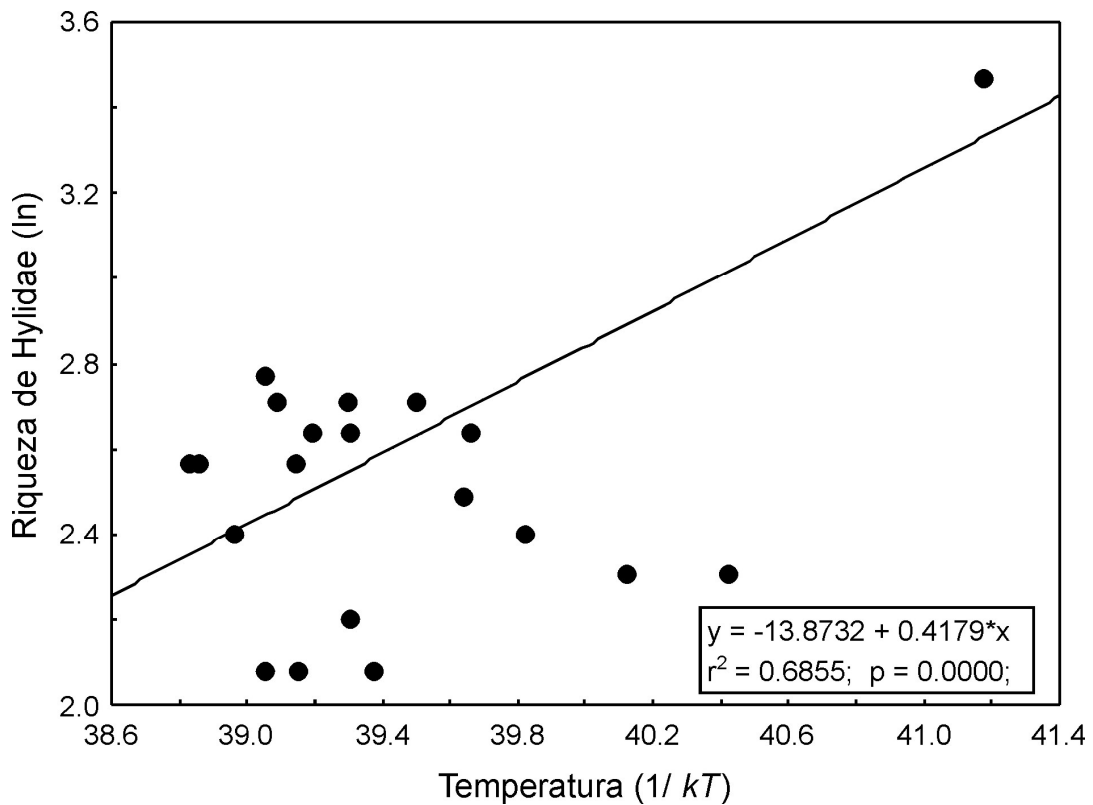


Figura 4 Relação entre temperatura e riqueza de hílídeos no Novo Mundo.

As taxas de especiação e extinção (Fig. 3C, D) não apresentaram um claro gradiente geográfico, com picos de diversificação na costa oeste dos E.U.A. e na região amazônica. Tanto as taxas de extinção quanto as de especiação foram um pouco mais altas nos E.U.A. e na Amazônia (corroborando a falta de um gradiente latitudinal linear) (Fig. 3C, D). Essas taxas não estão relacionadas com a temperatura ($1/kT$) (para as taxas de especiação: $r^2 = 0,006$, $b = 0,062$, $P = 0,734$, (Fig. 5A, B); e para extinção $r^2 = 0,006$, $b = 0,061$, $P = 0,744$).

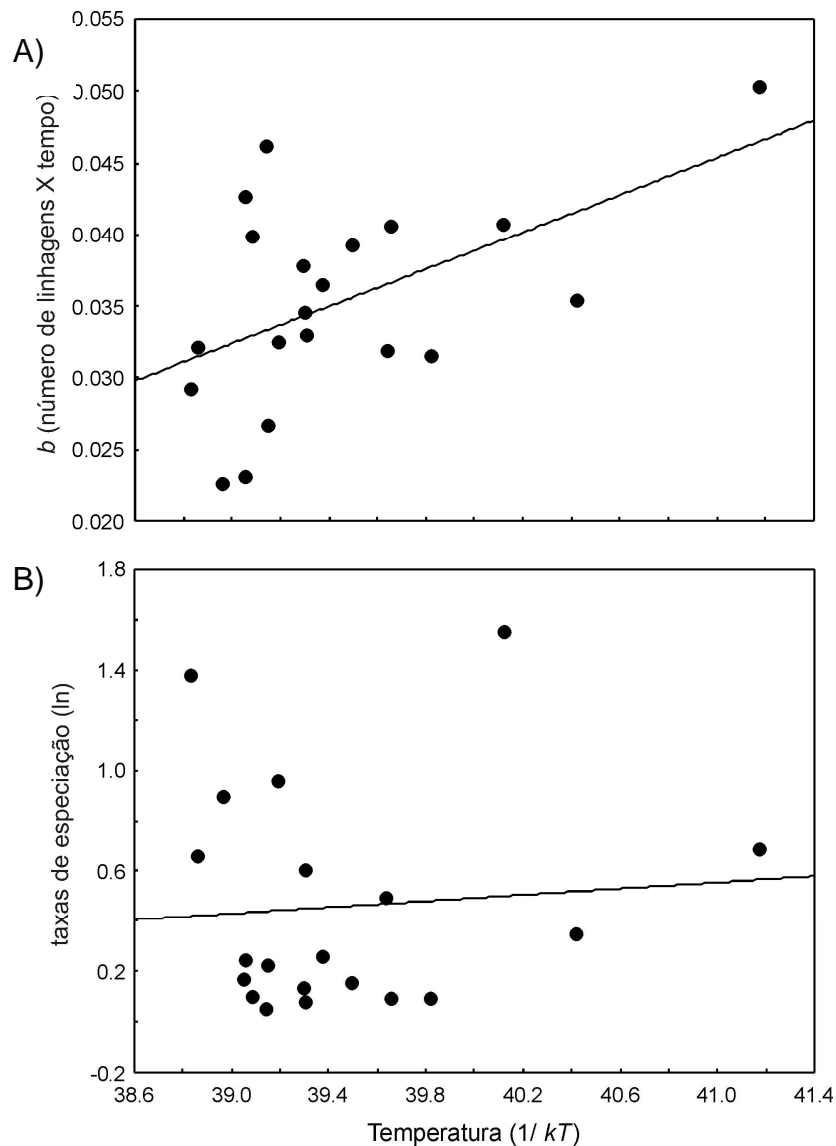


Figura 5 (A) Inclinação da reta (b) da relação entre riqueza de espécies e taxas de especiação (primeira ocorrência das espécies Ma^{-1}) em função da temperatura ($1/kT$); (B) Relação entre \ln -taxas de especiação e temperatura ($1/kT$).

Portanto, nossos resultados claramente mostram que o modelo de Allen *et al.* (2006) não se aplica aos hilídeos. Wiens *et al.* (2006) examinou ranídeos e também não encontrou suporte para a hipótese que atribui taxas mais altas de especiação a processos governados pela temperatura ou às relações co-evolutivas mais intensas (*e.g.*, Schemske 2002). De fato, a temperatura não é a única variável ambiental que pode gerar variação espacial nas taxas de especiação. Estudos

relatam que outros mecanismos também contribuem para o gradiente latitudinal de diversidade (Hawkins *et al.* 2007*a, b*, Whittaker *et al.* 2007, Urbina-Cardona & Loyola 2008). Por exemplo, fatores como radiação solar (Evans & Gaston 2005) e tamanho do corpo (Olalla-Tárraga & Rodríguez 2007) também podem afetar substancialmente o gradiente de biodiversidade.

As taxas de extinção foram altas tanto em latitudes temperadas quanto nas tropicais. Essas altas taxas em latitudes mais altas podem ser uma conseqüência de uma maior variabilidade climática nas regiões temperadas (Brown & Lomolino 1998, Willig *et al.* 2003, Wiens 2007, Mittelbach *et al.* 2007). Essa instabilidade climática pode ser importante tanto em eventos muito antigos (e.g. glaciação) quanto em escalas temporais menores (e.g. variabilidade sazonal) e pode ser associada à conservação de nicho, como sugerido por Wiens *et al.* (2006). A limitada extensão geográfica das regiões temperadas antes da expansão do Cenozóico também pode ter contribuído para as altas taxas de extinção.

As altas taxas de extinção nas regiões tropicais podem ser explicadas pela mudança geológica nessas regiões, como a alteração no curso do rio Amazonas no início do Mioceno (Costa *et al.* 2001), o soerguimento dos Andes (Garzzone *et al.* 2008) e a mudança de clima árido para tropical durante o Pleistoceno (Bush & Silman 2004). Por outro lado, as altas taxas de especiação nas regiões temperadas, provavelmente, se deve aos muitos clados basais de anuros serem principalmente de regiões temperadas (Wiens 2007). Smith *et al.* (2005) observou que em alguns clados de hílídeos há uma tendência de maior riqueza de espécies em latitudes temperadas na Europa, Ásia e América do Norte. Portanto, as regiões temperadas podem ter sido o berço de alguns clados de hílídeos, os quais

provavelmente dispersaram para outras regiões. Ao contrário, nas regiões tropicais, os hilídeos tiveram mais tempo e espaço para a riqueza de espécies se acumularem, o que também poderia explicar a mais alta riqueza de hilídeos nos trópicos, corroborando de alguma forma a hipótese de conservação de nicho (Wiens & Donoghue 2004).

As taxas de especiação e extinção para os taxa de hilídeos sugerem que não há um padrão latitudinal e revelam a dificuldade em entender os processos que regem as taxas evolutivas nos hilídeos. Embora nossa análise não seja um teste direto do modelo de conservação de nicho de Wiens & Donoghue's (2004), como uma tentativa de explicar os gradientes de riqueza, ela suporta uma de suas principais predições, de que as taxas de especiação e extinção não são fortemente estruturadas no espaço geográfico. No entanto, essa expectativa também aparece sobre um modelo puramente climático, como proposto recentemente por Algar *et al.* (2009), para explicar os padrões nos hilídeos e assim, futuras investigação são necessárias para esclarecer o papel de fatores contemporâneos e históricos que governam os padrões de riqueza nesse grupo.

4.4 O custo de assumir o desconhecido: o debate acerca do uso da teoria metabólica da ecologia para explicar os gradientes de riqueza

Considerando toda a classe Amphibia, encontrou-se suporte para a teoria metabólica, mesmo considerando os efeitos da autocorrelação espacial. O valor da inclinação da reta para a relação entre temperatura ($1/kT$) e riqueza de espécies foi de -0,627, sendo que a temperatura sozinha explicou 77,4% da variação da riqueza de espécies ($P = 0,043$, usando a correção de Dutilleul).

Contudo, as predições da MTE tendem a ser corretas somente para grupos de espécies que são amplamente definidos (níveis organizacionais mais altos) (Fig. 6). Como citado acima, o valor de b para toda a Classe Amphibia foi igual -0,627, mas quando se considerou as ordens, o b variou de -0,627 à -0,022 e somente Anura ajustou-se à predição da MTE. Considerando famílias, os valores de b variaram entre -0,73 e 0,158 e somente 3 de 21 delas se ajustaram à predição da MTE. Finalmente, em nível de gênero, o b variou entre -0,711 à 0,428, sendo que somente 2 de 41 gêneros se ajustaram à MTE (Anexo 1; Fig. 6a). Portanto, esses resultados estão de acordo com a hipótese de Allen *et al.* (2002) de que a MTE se ajusta somente à grupos amplamente definidos.

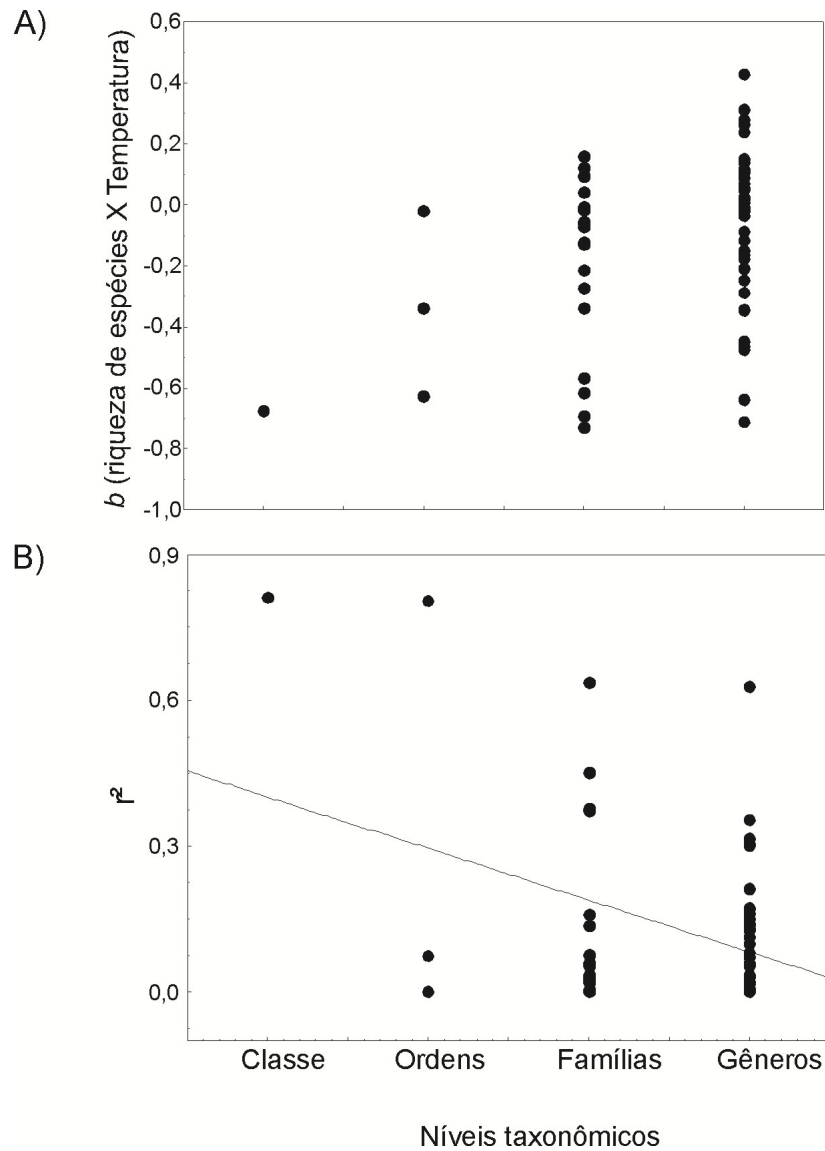


Figura 6 (A) Relação entre vários níveis de organização dos anfíbios do Novo Mundo e os valores da inclinação da reta (\ln - riqueza de espécies e temperatura ($1/kT$)); (B) Relação entre vários níveis de organização dos anfíbios e o coeficiente de determinação (r^2) da relação entre \ln -riqueza de espécies e temperatura ($1/kT$).

Dessa forma, é notório que as causas que governam o padrão espacial da riqueza de anfíbios podem não ser tão simples. Em níveis taxonômicos mais altos, o valor de b predito pela MTE é encontrado, ou seja, quando a riqueza de espécies (“pool”) é alta, a temperatura afeta a riqueza seguindo as previsões da MTE, embora uma não-estacionaridade ainda esteja presente. Em contraste, para

grupos estritamente definidos, como a maioria das famílias e gêneros, a temperatura não explicou os padrões de riqueza de espécies e os valores observados de b divergem consideravelmente do esperado. Contudo, grupos que apresentam uma maior riqueza de espécies deveriam ter uma menor variância no padrão espacial da riqueza de espécies do que grupos menos diversos, conseqüentemente, é esperado que o valor de b predito pela MTE se ajuste melhor em grupos mais diversificados, mesmo que estes sejam de níveis taxonômicos mais baixos. del Rio (2008) atribui o fato das predições da MTE se ajustarem somente em níveis taxonômicos mais altos, à sua equação, que captura o efeito da variação em níveis mais baixos.

A análise GWR, para cada grupo de anfíbios, mostrou que os valores de b da relação entre temperatura e riqueza de espécies variaram ao longo do espaço geográfico (veja também Cassemiro *et al.* 2007a). Os altos valores de F e r^2 do GWR indicam uma melhora do GWR em relação ao modelo OLS, mostrando uma significativa não-estacionaridade nos dados. Esse padrão pode ser observado principalmente nos grupos que são amplamente definidos (p.ex., classe e ordem) (Anexo 1). Embora a violação no pressuposto de estacionaridade na regressão espacial possa criar dificuldades na generalização dos resultados, a aplicação de modelos que incorporam a não-estacionaridade pode ser útil em revelar uma estrutura espacial mais complexa quando se testa as predições da MTE (Foody 2004, Jetz *et al.* 2005). Contudo, em nossas análises com os anfíbios do Novo Mundo o efeito da não-estacionaridade não está correlacionado com os desvios das predições da MTE.

Em relação às violações nos pressupostos da MTE, no que diz respeito ao tamanho do corpo, observou-se uma considerável variação entre as famílias (Tabela 3).

Tabela 3 Variáveis explanatórias dos valores da inclinação da reta esperados pela Teoria Metabólica da Ecologia para dez famílias de anfíbios do Novo Mundo.

| Famílias | \overline{BS} | TSA | | | S | Tmédia | AIC _{OLS} - GWR | b _{obs} |
|-----------------|-----------------|-----|----------------|-------|-----|--------|--------------------------|------------------|
| | | n | r ² | P | | | | |
| Ambistomatidae | 146.62 | 8 | 0.27 | 0.242 | 16 | 41.82 | 904.926 | -0.132 |
| Bufo | 86.12 | 32 | 0.24 | 0.019 | 117 | 40.48 | 977.13 | -0.273 |
| Centrolenidae | 28.58 | 10 | 0.57 | 0.134 | 43 | 39.25 | 83.873 | 0.094 |
| Hylidae | 52.12 | 73 | 0.02 | 0.233 | 297 | 39.99 | 2872.136 | -0.615 |
| Leptodactylidae | 71.06 | 30 | 0.17 | 0.027 | 433 | 39.39 | 1456.485 | -0.730 |
| Microhylidae | 39 | 13 | 0.2 | 0.256 | 44 | 39.15 | 770.178 | -0.570 |
| Plethodontidae | 158.89 | 68 | 0.21 | 0.003 | 113 | 40.28 | 782.418 | 0.123 |
| Proteidae | 262 | 5 | 0.73 | 0.028 | 5 | 40.89 | 14.162 | -0.019 |
| Ranidae | 85.96 | 22 | 0.02 | 0.597 | 38 | 41.23 | 3066.506 | -0.015 |
| Salamandridae | 157.33 | 6 | 0.88 | 0.065 | 6 | 40.93 | 33.124 | -0.015 |

\overline{BS} : media do tamanho do corpo; n = número de espécies com dados de tamanho do corpo; r² = coeficiente de determinação mostrando a estrutura espacial do tamanho do corpo obtida pela Análise de Superfície de Tendência (TSA); S = riqueza de espécies; Tmédia = temperatura média dentro da distribuição de cada família; AIC_{OLS} - GWR = diferença entre o Critério de Informação de Akaike (AIC) obtida pelos modelos de regressão OLS e GWR; b_{obs}: valores de inclinação da reta da relação entre temperatura e riqueza de espécies.

As famílias que apresentaram maior estrutura espacial no tamanho do corpo (Salamandridae e Proteidae; r²= 0,88 e 0,73, respectivamente), tiveram os valores de *b* da relação entre temperatura e riqueza de espécies, longe do predito pela teoria metabólica. Por outro lado, aquelas com menor estrutura espacial do

tamanho do corpo (Leptodactylidae e Microhylidae; $r^2 = 0,17$ e $0,2$, respectivamente), se ajustaram à predição da MTE. De fato, a invariância do tamanho do corpo através do espaço geográfico parece decisiva para um bom ajuste da MTE, ao menos, para os anfíbios americanos, porque muitas famílias com um tamanho do corpo maior apresentou uma alta variação espacial, enquanto aquelas com indivíduos menores apresentaram uma tendência contrária.

Além da violação desse pressuposto, a alta riqueza de espécies com pequeno tamanho do corpo, em latitudes mais baixas, e espécies com indivíduos maiores em latitudes mais altas, provavelmente também levam a uma variação na abundância (Lawton 1990, Srivastava & Lawton 1998), a qual não é favorável para um bom teste da MTE (Allen *et al.* 2002). Dessa forma, conhecendo como o tamanho do corpo varia ao longo do gradiente de temperatura, uma versão mais generalizada do modelo de Allen *et al.* (2002) poderá ser desenvolvida.

Brown *et al.* (2004) alerta sobre o uso de dados corretos para avaliar a MTE, no qual tamanho do corpo e abundância devem ser espacialmente invariável. Adicionalmente, Hawkins *et al.* (2007a, b) também enfatiza a importância de avaliar como violações nos pressupostos da MTE podem afetar a forma da relação entre riqueza e temperatura. Nesse sentido, foi feita uma regressão múltipla entre os valores de b e cinco variáveis explanatórias (média do tamanho do corpo, estrutura espacial do tamanho do corpo (r^2 da TSA), riqueza de espécies, $AIC_{ols-gwr}$ e temperatura média), com o objetivo de avaliar se a magnitude dos desvios do valor da inclinação da reta esperado pela MTE para a relação entre temperatura e riqueza de espécies é devido à violação nos

pressupostos. Assim, observou-se que as variáveis explanatórias são responsáveis por 60,8% da variação do valor de b predito pela MTE. Além disso, a regressão OLS mostrou que a riqueza de espécies é a variável explanatória com o maior efeito, explicando sozinha 55,5% do b encontrado, seguida pela temperatura (27,7%), r^2 (24,5%), média do tamanho do corpo (23,4%) e AIC (1,6%).

Portanto, ao analisar grupos com baixa riqueza de espécies e com uma clara variação espacial no tamanho do corpo, a tendência é encontrar uma falta de concordância entre os dados observados e as previsões da MTE. Em geral, quando esses pressupostos são respeitados, a probabilidade de encontrar o valor de b esperado é mais alta. Todavia, os outros 40% da variação nos valores de b observados em nossas análises não foram explicados por violação nos pressupostos como testado aqui. Isso pode ser explicado, em parte, pelo fato de que outros fatores (ambiental/ecológico) também podem influenciar o padrão de riqueza de espécies. No caso dos anfíbios, sabe-se que além da temperatura, a água tem um papel fundamental principalmente nos estágios iniciais do seu ciclo de vida. Portanto, um modelo que considere variáveis relacionadas à água, como evapotranspiração, precipitação e umidade seria mais confiável.

Além do mais, vários autores (Mönkkönen *et al.* 2006, Muller-Landau *et al.* 2006, van der Meer 2006, Hawkins *et al.* 2007a, b, Castro & Gaedke 2008), testaram a predição central da MTE para diferentes grupos de animais e plantas, mas também falharam em encontrar resultados consistentes, principalmente no caso de considerarem a estrutura espacial nos dados (Algar *et al.* 2007, Cassemiro *et al.* 2007a, b, Terribile & Diniz-Filho 2009). Esses autores supracitados e outras evidências ressaltadas neste trabalho salientam os problemas metodológicos e

conceituais da MTE, fornecendo subsídios para uma melhoria no modelo original proposto por Allen *et al.* (2002) e Brown *et al.* (2004).

5 CONCLUSÕES

A teoria metabólica da ecologia procura entender a interface entre fisiologia, ecologia e evolução baseando-se na variação da taxa metabólica entre os organismos. Uma das principais premissas da MTE é que o metabolismo individual é fundamental à ecologia, pois é através do metabolismo que os organismos interagem com o ambiente. Nesse caso, mecanismos metabólicos podem provar serem de grande utilidade em várias questões centrais na ecologia de populações e comunidades, assim como a regulação populacional e o controle da coexistência de padrões de abundância e diversidade relativas das espécies. Dessa forma, estudos macroecológicos que visam entender os padrões de diversidade em amplas escalas espaciais se beneficiam com o advento de novas teorias que, para se estabelecerem dentro da ecologia, necessitam ser testadas. Portanto ao testar as predições e os pressupostos da MTE com dados de anfíbios do Novo Mundo, concluímos que:

- Através da análise GWR o modelo da MTE para a riqueza forneceu diferentes ajustes ao longo do continente, sendo que os valores de b mais condizentes ou mais próximos do predito pela MTE, foram encontrados somente na América do Norte. Além disso, essa análise mostrou que mesmo uma relação sendo linear, em princípio, consistente com a MTE, pode esconder padrões de variação espacial não-estacionários mais complexos na resposta da riqueza à

temperatura, criando uma falha nas simples previsões de Allen *et al.* (2002). Esse tipo de análise espacial é importante em relação à generalidade da MTE e em definir qual o domínio geográfico o modelo de Allen *et al.* (2002) se ajusta;

- Ao utilizar diferentes abordagens para análise de dados, problemas metodológicos e conceituais da MTE foram evidenciados. O clássico teste de hipóteses não fornece forte suporte para a teoria quando a autocorrelação nos dados é considerada, provavelmente, porque parte da correlação entre riqueza e temperatura pode ser devido aos componentes espaciais intrínsecos. Em geral, a temperatura foi importante em prever a riqueza de espécies nas duas abordagens, embora previsões particulares da MTE não tenham sido totalmente verificadas quando considera-se a autocorrelação espacial;

- Para se estabelecer os valores da inclinação da reta esperado na relação entre temperatura e riqueza, deve-se considerar a correlação com outras variáveis explanatórias, incluindo as estruturas espaciais latentes e variáveis de produtividade em um contexto multivariado;

- A previsão de Allen *et al.* (2006) de que a temperatura é correlacionada com as taxas evolutivas não foi confirmada quando a testamos nos hilídeos. Provavelmente, múltiplos mecanismos governem as taxas evolutivas. Portanto, um modelo que usa somente uma variável para explicar as taxas de especiação em escala macroevolutiva, é incorreto;

- Mais relevante, foi possível verificar que a MTE é capaz de prever os padrões de riqueza de espécies somente nos níveis mais altos de organização taxonômica (alta diversidade) e quando os pressupostos do modelo básico da teoria não são violados. Nossas análises mostraram que os fundadores da MTE

estão pagando o custo de estabelecer pressupostos restritivos que são difíceis de serem testados no mundo real e que criam problemas ao se testar o modelo. Dessa forma, o debate acerca da validade empírica da MTE pode produzir diferentes resultados se pressupostos forem estritamente válidos e, assim tornando um modelo restritivo;

- Por fim, violações nos pressupostos explicam de certa forma, os desvios dos valores esperados da inclinação da reta. Assim, derivações do modelo básico da MTE, considerando as idiosincrasias de questões espaciais, biológicas e ecológicas, as quais são essenciais para descrever e entender os padrões de riqueza de espécies, são cruciais para o sucesso da teoria.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Algar AC, Kerr JT, Currie DJ. 2007. A test of metabolic theory as the mechanism underlying broad-scale species-richness gradients. *Global Ecology Biogeography* 16: 170–178.

Algar AC, Kerr JT, Currie DJ. 2009. Evolutionary constraints on regional faunas: whom, but not how many. *Ecology Letters* 12: 57–65.

Allen AP, Gillooly JF. 2009. Towards an integration of ecological stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient cycling. *Ecology Letters* 12: 369–384.

Allen AP, Gillooly JF, Savage VM, Brown JH. 2006. Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 9130–9135.

Allen AP, Brown JH, Gillooly JF. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics and the energetic equivalence rule. *Science* 297: 1545–1548.

AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. 2008. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available: <http://amphibiaweb.org/>.

Bahn V, Macgill B. 2007. Can niche-based distribution models outperform spatial interpolation? *Global Ecology and Biogeography* 16: 733–742.

Baldwin BG, Sanderson MJ. 1998. Age and rate of diversification of the Hawaiian silversword alliance (Compositae). *Proceedings of the National Academy of Science* 95: 9402–9406.

Blackburn TM. 2004. Methods in Macroecology. *Basic and Applied Ecology* 5: 401–412.

- Blackburn TM, Gaston KJ. 1998. Some methodological issues in macroecology. *The American Naturalist* 151: 68–83.
- Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85: 1826–1832.
- Brown JH, Lomolino MV. 1998. *Biogeography*. Sunderland: Sinauer.
- Brown JH, Maurer BA. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243: 1145–1150.
- Brown JH, 1995. *Macroecology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Brown JL, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB. 2004. Toward a metabolic theory of Ecology. *Ecology* 85: 1771–1789.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. *Model selection and multimodel inference. A practical information – theoretical approach*. New York: Springer.
- Burnham KP, Anderson DR. 2004. Multimodel inference understanding AIC And BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* 33: 261–304.
- Bush MB, Silman MR. 2004. Observations on Late Pleistocene cooling and precipitation in the lowland Neotropics. *Journal of the Quaternary Science* 19: 677–684.
- Cassemiro FAS, Barreto BS, Rangel, TFLVB, Diniz-Filho, JAF. 2007a. Non-stationarity, diversity gradients and the metabolic theory of ecology. *Global Ecology and Biogeography* 16: 820–822.
- Cassemiro FAS, Diniz-Filho JAF, Rangel TFLVB, Bini LM. 2007b. Spatial autocorrelation, model selection and hypothesis testing in geographical ecology: Implications for testing metabolic theory in New World amphibians. *Neotropical Biology Conservation* 2: 119–126.

- Castro F, Gaedke U. 2008. The metabolism of lake plankton does not support the metabolic theory of ecology. *Oikos* 117: 1218–1226.
- Chown SL, Gaston KJ. 2000. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 311–315.
- Clarke A, Gaston KJ. 2006. Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2257–2266.
- Cohen J. 1994: Snow cover and climate. *Weather* 49: 150–156.
- Costa JBS, Bemerguy RL, Hasui Y, Borges MS. 2001. Tectonics and paleogeography along the Amazon river. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 433-347
- Crame JA. 2001. Taxonomic diversity gradients through geological time. *Diversity and Distributions* 7: 175–189.
- Crane PR, Lidgard S. 1989. Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science* 246: 675–678.
- Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, Field R, Guegan JF, Hawkins BA, *et al.* 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7: 1121–1134.
- Cyr H, Walker SC. 2004. An illusion of mechanistic understanding. *Ecology* 85: 1802–1804.
- Damuth J. 1981. Population density and body size in mammals *Nature* 290, 699 – 700.
- del Rio M.C. 2008. Metabolic theory or metabolic models? *Trends in Ecology and Evolution* 23: 256–260.

- Diniz-Filho JAF, Bini LM. 2005. Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography* 14: 177–185.
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Hawkins BA. 2003. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* 12: 53–64.
- Donoghue MJ. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 11549–11555.
- Dormann CF. 2007. Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecology and Biogeography* 16: 129–138.
- Dormann CF, McPherson JM, Araújo MB, Bivand R, Bolliger J, Carl G, *et al.* 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30: 609–628.
- Dutilleul P. 1993. Modifying the t-test for assessing the correlation between 2 spatial processes. *Biometrics* 49: 105–314.
- Ellison, A. M. 2004. Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters* 7: 509–520.
- Enquist BJ, Brown JH, West GB. 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395: 163–165.
- Evans KL, Gaston KJ. 2005. People, energy and avian species richness. *Global Ecology and Biogeography* 14: 187–196.
- Foody GM. 2004. Spatial nonstationarity and scale-dependency in the relationship between species richness and environmental determinants for the sub-Saharan endemic avifauna. *Global Ecology and Biogeography* 13: 315–320.

- Fortin MJ, Dale MRT. 2005. *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fotheringham AS, Brunsdon C, Charlton M. 2002. Geographically weighted regression: the analysis of spatially varying relationships. Chichester: Wiley.
- Garzzone CN, Hoke GD, Libarkin JC, Withers S, MacFadden BJ, Eiler JM, Ghosh P, Mulch A. 2008. Rise of the Andes. *Science* 320: 1304–1307.
- Gaston KJ. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220–227.
- Gaston KJ, Chown SL, Evans KL. 2008. Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography* 35: 483–500.
- Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, Charnov EL. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248–2251.
- Harrison S, Cornell HV. 2007. Introduction: Merging Evolutionary and Ecological Approaches to Understanding Geographic Gradients in Species Richness. *The American Naturalist* 170: S1–S4.
- Harvey PH, May RM, Nee S. 1994. Phylogenies without fossils. *Evolution* 48: 523–29.
- Hawkins BA, Porter EE. 2003. Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography* 12: 475–481.
- Hawkins BA. 2001. Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 470.
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guegan JF, Kaufman DM, *et al.* 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105–3117.

- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF, Soeller SA. 2005. Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. *Journal of Biogeography* 32: 1035–1042.
- Hawkins BA, Diniz JAF, Jaramillo CA, Soeller SA. 2006. Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography* 33: 770–780.
- Hawkins BA, Albuquerque FS, Araújo MB, Beck J, Bini LM, Cabrero-Sañudo, FJ, *et al.* 2007a. A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology* 88: 1877–1888.
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF, Bini LM, Araújo MB, Field R, Hortal J., *et al.* 2007b. Metabolic theory and diversity gradients: where do we go from here? *Ecology* 88: 1898–1902.
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF, Jaramillo CA, Soeller SA. 2007c. Climate, niche conservatism, and the global bird diversity gradient. *The American Naturalist* 170: S16–S27.
- Hilborne M, Mangel R. 1997. *The ecological detective: confronting models with data*. Princeton: Princeton University Press.
- Hillebrand H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist* 163: 192–211.
- Hobbs NT, Hilborn R. 2006. Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: A guide to self teaching. *Ecology Applied* 16: 5–19.
- Hurlbert AH, Jetz W. 2007. Species richness, hotspots, and the scale dependence of range maps in ecology and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 13384–13389.

- Hunt G, Cronin TM, Roy K. 2005. Species-energy relationship in the deep sea: a test using the Quaternary fossil record. *Ecology Letters* 8: 739–747.
- Hutchinson VH, Dupré RK. 1992. Environmental physiology of the amphibians. In Feder ME, Burggren WW. (Eds.). *Thermoregulation*. Chicago: University of Chicago Press.
- IUCN, Conservation International, and NatureServe. 2006. *Global Amphibian Assessment*. <www.globalamphibians.org>.
- Jablonski D, Roy K, Valentine JW. 2006. Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science* 314: 102–106.
- Jetz W, Rahbek C. 2001. A two-dimensional geometric constraints model explains much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings National Academy of Science* 98: 5661–5666.
- Jetz W, Rahbek C, Lichstein JW. 2005. Local and global approaches to spatial data analysis in ecology. *Global Ecology and Biogeography* 14: 97–98.
- Johnson JP, Omland KS. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101–108.
- Kaspari M. 2004. Using the metabolic theory of ecology to predict global patterns of abundance. *Ecology* 85: 1800–1802.
- Keitt TH, Bjørnstad OM, Dixon PM, Citron-Pousty S. 2002. Accounting for spatial patterns when modelling organism-environment interactions. *Ecography* 25: 616–625.
- Kerr JT, Ostrovsky M. 2003. From space to species: ecological applications for remote sensing. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 299–305.

- Koehl MAR, Wolcott BD. 2004. Can function at the organismal level explain ecological patterns? *Ecology* 85: 1808–1810.
- Krug AZ, Jablonski D, Valentine JW. 2008. Species–genus ratios reflect a global history of diversification and range expansion in marine bivalves. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 1117–1123.
- Kühn I. 2007. Incorporating spatial autocorrelation may invert observed patterns. *Diversity and Distributions* 13: 66–69.
- Lawton JH. 1990. Species richness and population dynamics of animal assemblages. Patterns in body size: abundance space. *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 330: 283–291.
- Legendre P, Legendre L. 1998. *Numerical ecology*. Amsterdam: Elsevier.
- Legendre P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659–1673.
- Legendre P, Dale MRT, Fortin MJ, Gurevitch J, Hohn M, Myers D. 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography* 25: 601–615.
- Lennon JJ. 2000. Red-shifts and red herrings in geographical ecology. *Ecography* 23: 101–113.
- Lichstein JW, Simons TR, Shriener SA, Franzreb KE. 2002. Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs* 72: 445–463.
- Liebhold A, Gurevitch J. 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography* 25: 553–557.
- MacArthur RH. 1972. *Geographical Ecology*. New York: Harper & Row.

- Marquet PA, Fernández M, Navarrete AS, Valdovinos C. 2004. Diversity emerging: toward a deconstruction of biodiversity patterns. In Lomolino M, Heaney LR, (Eds). *Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature*. Massachusetts: Sinauer Associates.
- Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, *et al.* 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10: 315–331.
- Mönkkönen M, Forsman JT, Bokma F. 2006. Energy availability, abundance, energy-use and species richness in forest bird communities: a test of the species energy theory. *Global Ecology and Biogeography* 15: 290–302.
- Muller-Landau HC, Condit RS, Chave J, Thomas SC, Bohlman SA, Bunyavejchewin S., *et al.* 2006. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters* 9: 575–588.
- Nee S, Mooers AO, Harvey PH. 1992. Tempo and mode of evolution revealed from molecular phylogenies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 89: 8322–8326.
- Nee S, May RM, Harvey PH. 1994. The reconstructed evolutionary process. *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences* 344: 305–311.
- New MG, Hulme M, Jones PD. 1999. Representing 20th century space-time climate variability. I: Development of a 1961-1990 mean monthly terrestrial climatology. *Journal of Climate* 12: 829–856.

- O'Brien EM. 1998. Water-energy dynamics, climate and prediction of woody plant species richness: an Interim General Model. *Journal of Biogeography* 25: 379–398.
- Ollala-Tárraga MÁ, Rodríguez MÁ. 2007. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and Biogeography* 16: 606–617.
- Ollala-Tárraga MÁ, Diniz-Filho JAF, Bastos RP, Rodríguez MÁ. 2009. Geographic body size gradients in tropical regions: Water deficit and anuran body size in the Brazilian Cerrado. *Ecography* 33: (in press).
- Powell MG. 2007. Latitudinal diversity gradients for brachiopod genera during late Palaeozoic time: links between climate, biogeography and evolutionary rates. *Global Ecology and Biogeography* 16: 519–528.
- Quinn JF, Dunham AE. 1983. On hypothesis testing in ecology and evolution. *The American Naturalist* 122: 602–617.
- Rahbek C, Graves GR. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 4534–4539.
- Rahbek C, Graves GR. 2000. Detection of macroecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences* 267: 2259–2265.
- Rangel TFLVB, Diniz-Filho JAF, Bini LM. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15: 321–327.

- Rex MA, Stuart CT, Coyne G. 2000. Latitudinal gradients of species richness in the deep-sea benthos of the North Atlantic. *Proceedings of the National Academy of Science* 97: 4082–4085.
- Richards SA. 2005. Testing ecological theory using the information-theoretic approach: examples and cautionary results. *Ecology* 86: 2805–2814.
- Ricklefs RE. 2006. Global variation in the diversification rate of passerine birds. *Ecology* 87: 2468–2478.
- Ricklefs RE. 1973. *Ecology*. Massachusetts: Chiron Press.
- Ricklefs RE. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1–15.
- Rodríguez MÁ, Belmontes JA, Hawkins BA. 2005. Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecologica* 28: 65–70.
- Rohde K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514–527.
- Rosenzweig ML. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Roy K, Goldberg EE. 2007. Origination, extinction and dispersal: integrative models for understanding present-day diversity gradients. *The American Naturalist* 170: S71–S85.
- Roy K, Jablonski D, Valentine JW. 2006. Beyond species richness: biogeographic patterns and biodiversity dynamics using other metrics of diversity. In Lomolino MV, Heaney LR. (Eds). *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*. Massachusetts: Sinauer Associates.

- Ruggiero A, Hawkins BA. 2008. Why do mountains support so many species of birds? *Ecography* 31: 306–315.
- Schemske D. 2002. Tropical diversity: patterns and processes. In Chazdon R, Whitmore T. (Eds.): *Ecological and Evolutionary Perspectives on the Origins of Tropical Diversity: Key Papers and Commentaries*. Chicago: University of Chicago Press.
- Segurado P, Araújo MB, Kunin WE. 2006. Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models. *Journal of Applied Ecology* 43: 433–444.
- Smith SA, Stephens PR, Wiens JJ. 2005. Replicate patterns of species richness, historical biogeography, and phylogeny in Holarctic treefrogs. *Evolution* 59: 2433–2450.
- Stephens PR, Wiens JJ. 2003. Explaining species richness from continents to communities: the time-for-speciation effect in emydid turtles. *The American Naturalist* 161: 112–128.
- Stephens PA, Buskirk SW, del Rio CM. 2007. Inference in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 192–7.
- Sterner RW, Elser JJ. 2002. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton: Princeton University Press.
- Sterner RW. 2004. A one-resource “stoichiometry”? *Ecology* 85: 1813–1815.
- Terribile LC, Diniz-Filho JAF. 2009. Spatial patterns of species richness in New World coral snakes and the metabolic theory of ecology. *Acta Oecologica* 35: 163–173.

- Urbina-Cardona JL, Loyola RD. 2008. Applying niche-based models to predict endangered-hyloid potential distributions: are neotropical protected areas effective enough? *Tropical Conservation* 1: 417–445.
- van der Meer J. 2006. Metabolic theories in ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 36–140.
- Wartenberg D. 1985. Canonical trend–surface analysis: a method for describing geographic patterns. *Systematic Zoology* 34: 259–279.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ. 1999. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science* 284: 1677–1679.
- Whitfield J. 2004. Ecology's big, hot idea. *PLoS Biology* 2: e440.
- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453–470.
- Whittaker RJ, Nogués-Bravo D, Araújo MB. 2007. Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins *et al.* (2003) using European data for five taxa. *Global Ecology and Biogeography* 16: 76–89.
- Wiens JJ, Donoghue MJ. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639–644.
- Wiens JJ, Graham CH. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 519–539.
- Wiens JJ. 2007. Global patterns of species richness and diversification in amphibians. *The American Naturalist* 170: S86–S106.

- Wiens JJ, Graham CH, Moen DS, Smith SA, Reeder TW. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist* 168: 579–596.
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 273–309.
- Wright DH. 1983. Species-energy theory: an extension of species–area theory. *Oikos* 41: 496–506.

7 ANEXO

Regressão linear simples (OLS) e regressão ponderada geograficamente (GWR) da relação entre temperatura e riqueza de espécies (ln) de anfíbios do Novo Mundo. Temperatura é expressa como $1/kT$, onde k é a constante de Boltzmann e T é a temperatura média anual em graus Kelvin.

| Taxa | n | S | OLS | | | GWR | | | Tmax | Tmin | Tmed | N | \overline{BS} |
|-------------------|------|------|----------------|---------------|----------|----------------|---------|-------|-------|-------|------|--------|-----------------|
| | | | r ² | <i>b</i> | AIC | r ² | F | | | | | | |
| Amphibia | 3857 | 1344 | 0.774 | -0.673 | 6581.97 | 0.95 | 282.673 | 44.54 | 38.55 | 40.94 | 289 | 104.66 | |
| Anura | 3856 | 1079 | 0.804 | -0.627 | 6063.97 | 0.938 | 310.429 | 44.54 | 38.55 | 40.92 | 188 | 62.18 | |
| Brachycephalidae | 16 | 3 | 0.005 | 0.041 | -5.67 | | | 39.89 | 39.04 | 39.39 | 1 | 19.70 | |
| Bufo | 3198 | 86 | 0.628 | -0.249 | 982.89 | 0.789 | 90.73 | 44.09 | 38.55 | 40.48 | | | |
| Melanophryniscus | 112 | 9 | 0.004 | 0.018 | -126.44 | | | 41.24 | 38.87 | 39.64 | | | |
| Dendrophryniscus | 445 | 5 | 0.008 | -0.021 | -1638.92 | | | 39.95 | 38.67 | 38.86 | | | |
| Centrolenidae | 211 | 43 | 0.019 | 0.094 | 78.24 | | | 40.76 | 38.66 | 39.25 | 10 | 28.58 | |
| Cochranella | 247 | 16 | 0.061 | 0.087 | -290.64 | | | 41.22 | 38.71 | 38.97 | | | |
| Centrolene | 49 | 10 | 0.053 | 0.108 | 7.11 | | | 40.76 | 38.67 | 39.28 | | | |
| Hyalinobatrachium | 191 | 17 | 0.056 | 0.139 | -43.00 | | | 40.19 | 38.66 | 39.23 | | | |
| Dendrobatidae | 790 | 89 | 0.136 | -0.692 | 1281.73 | 0.751 | 49.117 | 41.51 | 38.65 | 38.96 | 2 | 36.50 | |
| Colostethus | 514 | 50 | 0.022 | -0.148 | 357.43 | | | 41.51 | 38.67 | 38.95 | | | |

| Taxa | n | S | OLS | | | GWR | | Tmax | Tmin | Tmed | N | \overline{BS} |
|-------------------|------|-----|----------------|---------------|---------|----------------|---------|-------|-------|-------|----|-----------------|
| | | | r ² | b | AIC | r ² | F | | | | | |
| Dendrobates | 409 | 21 | 0.021 | -0.210 | 48.36 | | | 40.35 | 38.67 | 38.87 | | |
| Epipedobates | 603 | 15 | 0.171 | -0.463 | -186.27 | 0.589 | 28.413 | 40.33 | 38.67 | 38.90 | | |
| Hylidae | 2460 | 297 | 0.378 | -0.615 | 5641.57 | 0.905 | 520.243 | 42.98 | 38.55 | 39.99 | 73 | 52.17 |
| Aplatodiscus | 98 | 10 | 0.172 | 0.312 | -38.97 | | | 40.16 | 39.00 | 39.50 | | |
| Sphaenorhynchus | 30 | 9 | 0.354 | -0.447 | 1.70 | | | 40.16 | 38.98 | 39.43 | | |
| Scinax | 1217 | 65 | 0.022 | -0.179 | 1311.66 | | | 40.35 | 38.55 | 39.04 | | |
| Pseudacris | 971 | 12 | 0.316 | -0.206 | 49.29 | | | 42.98 | 39.04 | 41.20 | | |
| Phyllomedusa | 1025 | 18 | 0.128 | -0.475 | 862.26 | | | 40.31 | 38.63 | 38.99 | | |
| Osteocephalus | 550 | 15 | 0.022 | -0.287 | 191.16 | | | 40.14 | 38.67 | 38.85 | | |
| Hypsiboas | 1204 | 48 | 0.303 | -0.711 | 1523.34 | 0.863 | 212.088 | 41.50 | 38.55 | 39.08 | | |
| Hylocirtus | 31 | 12 | 0.017 | 0.057 | -5.58 | | | 40.51 | 38.75 | 39.42 | | |
| Bokermanohyla | 59 | 11 | 0.100 | 0.152 | -59.56 | | | 40.00 | 38.79 | 39.31 | | |
| Hyla | 630 | 15 | <.001 | -0.007 | 114.18 | 0.603 | 42.73 | 42.43 | 38.58 | 40.64 | | |
| Leptodactylidae | 1692 | 433 | 0.451 | -0.730 | 3176.72 | 0.863 | 196.361 | 41.98 | 38.55 | 39.39 | 30 | 71.06 |
| Gastrotheca | 133 | 19 | 0.003 | -0.013 | -65.24 | | | 41.57 | 38.86 | 39.82 | | |
| Adenomera | 870 | 8 | 0.073 | -0.248 | -339.53 | 0.676 | 64.496 | 40.16 | 38.62 | 38.91 | | |
| Cycloramphus | 33 | 11 | 0.150 | 0.428 | 25.54 | | | 40.16 | 39.04 | 39.57 | | |
| Eleutherodactylus | 771 | 146 | <.001 | 0.009 | 1586.14 | | | 41.19 | 38.63 | 39.05 | | |
| Leptodactylus | 1391 | 52 | 0.301 | -0.640 | 1676.47 | 0.853 | 193.815 | 41.19 | 38.55 | 39.13 | | |
| Odontophrynus | 566 | 8 | 0.009 | 0.027 | -484.45 | 0.335 | 15.503 | 41.74 | 38.62 | 39.46 | | |

| Taxa | n | S | OLS | | | GWR | | Tmax | Tmin | Tmed | N | \overline{BS} |
|------------------|------|-----|----------------|--------|---------|----------------|---------|-------|-------|-------|-----|-----------------|
| | | | r ² | b | AIC | r ² | F | | | | | |
| Telmatobius | 48 | 12 | 0.019 | 0.021 | -68.27 | | | 41.98 | 39.29 | 40.73 | | |
| Pseudopaludicola | 698 | 9 | 0.161 | 0.263 | -120.55 | 0.625 | 42.269 | 40.21 | 38.55 | 39.08 | | |
| Proceratophrys | 138 | 12 | 0.030 | 0.115 | 20.41 | | | 40.16 | 38.62 | 39.29 | | |
| Pleurodema | 482 | 11 | 0.032 | 0.025 | -528.79 | 0.449 | 16.14 | 41.98 | 38.55 | 39.91 | | |
| Physalaemus | 1065 | 30 | 0.059 | 0.277 | 1126.54 | 0.739 | 106.303 | 40.23 | 38.62 | 39.06 | | |
| Craugastor | 202 | 47 | 0.138 | -0.343 | 224.12 | | | 40.85 | 38.66 | 39.42 | | |
| Limnodynastidae | 147 | 9 | 0.000 | -0.005 | -11.28 | | | 40.19 | 38.72 | 39.02 | 2 | 59.35 |
| Microhylidae | 1406 | 44 | 0.373 | -0.570 | 1015.43 | 0.799 | 112.552 | 41.04 | 38.55 | 39.15 | 13 | 39.00 |
| Chiasmocleis | 618 | 14 | 0.114 | -0.346 | -276.42 | | | 39.95 | 38.58 | 38.91 | | |
| Pipidae | 563 | 6 | 0.020 | -0.123 | -507.10 | | | 40.50 | 38.55 | 38.86 | | |
| Ranidae | 2797 | 38 | 0.004 | -0.015 | 2762.41 | | | 44.54 | 38.58 | 41.23 | 22 | 85.96 |
| Rhinodermatidae | 15 | 2 | 0.030 | -0.054 | -18.44 | | | 41.65 | 40.62 | 41.04 | 2 | 31.50 |
| Scaphiopodidae | 706 | 7 | 0.053 | -0.072 | 30.40 | 0.689 | 59.713 | 42.27 | 38.93 | 40.59 | 1 | 87.00 |
| Caudata | 1550 | 154 | 0.001 | -0.022 | 3376.13 | 0.846 | 275.355 | 43.27 | 38.72 | 40.83 | 100 | 177.97 |
| Ambystomatidae | 1242 | 16 | 0.159 | -0.132 | 458.56 | 0.737 | 63.925 | 43.27 | 39.03 | 41.82 | 8 | 146.62 |
| Amphiumidae | 56 | 3 | 0.036 | 0.095 | -78.31 | | | 40.50 | 39.55 | 39.93 | 3 | 146.76 |
| Dicamptodontidae | 37 | 4 | 0.024 | -0.061 | -29.83 | | | 41.85 | 40.45 | 41.18 | 3 | 253.33 |
| Plethodontidae | 797 | 113 | 0.055 | 0.123 | 1479.29 | 0.754 | 78.482 | 42.80 | 38.72 | 40.28 | 68 | 158.89 |
| Oedipina | 33 | 6 | 0.035 | -0.085 | -54.85 | | | 39.52 | 38.78 | 39.09 | | |
| Eurycea | 333 | 10 | 0.211 | -0.164 | 136.60 | 0.75 | 41.394 | 42.80 | 39.04 | 40.87 | | |

| Taxa | n | S | OLS | | | GWR | | Tmax | Tmin | Tmed | N | \overline{BS} |
|------------------|------|----|----------------|--------|----------|----------------|--------|-------|-------|-------|---|-----------------|
| | | | r ² | b | AIC | r ² | F | | | | | |
| Desmognathus | 214 | 15 | <.001 | -0.015 | 132.32 | | | 42.08 | 39.29 | 40.56 | | |
| Bolitoglossa | 257 | 25 | 0.132 | 0.238 | -122.92 | 0.549 | 10.112 | 40.51 | 38.72 | 38.97 | | |
| Batrachoseps | 25 | 6 | 0.022 | -0.036 | -32.84 | | | 41.54 | 40.05 | 40.68 | | |
| Aneides | 45 | 6 | 0.017 | 0.072 | -11.26 | | | 41.54 | 40.05 | 40.69 | | |
| Plethodon | 413 | 28 | 0.082 | -0.115 | 196.12 | 0.627 | 28.863 | 42.45 | 39.35 | 41.04 | | |
| Proteidae | 313 | 5 | 0.033 | -0.019 | -740.52 | | | 42.31 | 39.66 | 40.89 | 5 | 262.00 |
| Rhyacotritonidae | 14 | 3 | 0.061 | 0.159 | -16.02 | | | 41.31 | 40.65 | 41.06 | 2 | 112.50 |
| Salamandridae | 480 | 6 | 0.030 | -0.015 | -1161.70 | | | 42.54 | 39.03 | 40.93 | 6 | 157.33 |
| Sirenidae | 129 | 4 | 0.160 | -0.213 | -39.82 | | | 41.27 | 39.03 | 39.97 | 4 | 535.00 |
| Gymnophiona | 1039 | 36 | 0.075 | -0.340 | 927.43 | 0.687 | 102.5 | 41.22 | 38.58 | 38.99 | 2 | 358.50 |
| Caeciliidae | 1037 | 31 | 0.076 | -0.338 | 901.18 | 0.707 | 94.11 | 41.22 | 38.58 | 38.99 | 2 | 358.50 |
| Caecilia | 436 | 11 | 0.002 | 0.05 | -265.56 | | | 40.51 | 38.58 | 38.85 | | |

(n = número de células; S = riqueza de espécies; Tmax, Tmin e Tmed = temperatura máxima, mínima e média (1/kT), respectivamente; N = número de indivíduos com dados de tamanho do corpo; \overline{BS} = tamanho médio do corpo). Números em negrito indicam os dados que se ajustaram ao valor de b predito pela MTE.

8 APÊNDICES

APÊNDICE 1.

Não-estacionariedade, gradientes de diversidade e a teoria metabólica da ecologia

CORRESPONDENCE



Non-stationarity, diversity gradients and the metabolic theory of ecology

Keywords: Geographically weighted regression, latitudinal gradients, macroecology, metabolic theory, non-stationarity, spatial autocorrelation, species richness.

Tests of mechanisms driving species diversity have usually been conducted using exploratory multiple regression, trying to associate alternative (and usually not mutually exclusive) hypotheses with sets of environmental variables or other surrogates of ecological and historical processes that are correlated with richness patterns (see Willig *et al.*, 2003; Hawkins *et al.*, 2003; Currie *et al.*, 2004). More recently, in the context of the metabolic theory of ecology (MTE hereafter; see Brown *et al.*, 2004), Allen *et al.* (2002) formally proposed a hypothesis stating that the relationship between \ln -transformed species and $1/kT$ (where k is Boltzmann's constant and T is temperature in Kelvin) has a slope between -0.6 and -0.7 (referring to the model version presented in Brown *et al.*, 2004; see also Allen *et al.*, 2006; Hawkins *et al.*, 2007a).

However, Algar *et al.* (2007) recently showed that for several data sets in North America the relationship between \ln -transformed richness and temperature is actually curvilinear, so slopes vary systematically in geographical space. As a consequence, they proposed that Allen *et al.*'s (2002) model did not give an adequate fit to the data (see also Hawkins *et al.*, 2007a, for a more general test, and Gillooly & Allen, 2007, for a reply) and defined in which parts of the continent the expected slope of the MTE could be found, based on fitted quadratic models of richness against temperature.

However, we will show here that even when the linear relationship between \ln richness and temperature predicted by Allen *et al.*'s (2002) model is found, the same problem of spatially variable slopes can appear because of non-stationarity in the data, i.e. the relationship between variables can vary systematically from one locality, or region, to the other. Actually, both non-spatial and spatial regression models assume that results apply equally to

the entire study area, but actually they may only provide an 'average' of the relationship if non-stationarity occurs in data. Thus, although violation of the stationarity assumption in spatial regression may create difficulties in generalizing their results, application of models that incorporate non-stationarity may be useful in revealing more complex spatial structures in data and relationships between variables in multiple scales. Indeed, geographically weighted regression (GWR) procedures have been developed to deal with this and have recently been applied in macroecological analyses (Fotheringham *et al.*, 2002; Foody, 2004, 2005; Wang *et al.*, 2005; Bickford & Laffan, 2006; see also Jetz *et al.*, 2005 and Foody, 2005 for a discussion about interpretation of GWR in richness data). The advantage of GWR is that instead of estimating a single slope that describes the studied relationship, it generates one regression slope for each locality, or 'cell' (called 'local' slopes), by using a complex scheme of spatial weights (see Fotheringham *et al.*, 2002 for a detailed description). These slopes (as well as estimates for other regression parameters, such as r^2) can then be mapped and used to investigate how the relationship between variables changes across geographical space.

Here, we analysed spatial patterns of species richness derived from digital maps for 3019 species of New World amphibians, obtained from the Global Amphibian Assessment (see Stuart *et al.*, 2004), available at <http://www.natureserve.org>, using a grid with 4187 cells of 1° of latitude and longitude. Our purpose is to expand Algar *et al.*'s (2007) discussion by using GWR to investigate patterns of non-stationarity in the relationship between \ln -richness and temperature expressed as $1/kT$.

Species richness follows the well-known latitudinal pattern in the Western Hemisphere (e.g. Hawkins *et al.*, 2006 and references therein) (Fig. 1a), and the observed slope (-0.686 ± 0.005) matches MTE predictions quite well (Fig. 2). However, there is some heteroscedasticity caused by a greater variation of richness in warm areas (i.e. areas with low $1/kT$ values), and a 'constraint envelope', commonly found in macroecological studies, may actually better describe the relationship. Although a

linear regression model is not entirely statistically adequate to describe the data, the r^2 is also very high ($= 0.835$), and adding a quadratic term did not significantly improve the model fit ($r^2 = 0.837$). Although confidence intervals are underestimated because of the strong spatial autocorrelation in data, the relationship remains significant after correcting the degrees of freedom using Dutilleul's (1993) procedure ($r = -0.914$; d.f. = 9.45; $P < 0.01$; see also Hawkins *et al.*, 2007a). However, when using a simultaneous autoregressive model (SAR; implemented in SAM 2.0; see Rangel *et al.*, 2006), the slope becomes -0.514 ± 0.011 (still close to MTE predictions), but the r^2 based on $1/kT$ drops to 0.127. Although this is still significant at $P = 0.05$, the differences between the ordinary least squares (OLS) and SAR suggest complex hidden spatial structures at distinct scales and perhaps variation in slopes in different regions (see Diniz-Filho *et al.*, 2003).

We then applied the GWR (implemented in GWR 3.0; see Fotheringham *et al.*, 2002) to detect non-stationarity in the relationship between richness and temperature. The weightings for GWR were defined by a kernel function, with bandwidths interactively established using the Akaike criterion. There was an improvement of GWR with respect to the OLS model (r^2 of GWR = 0.914, and $F = 25.36$ for the improvement of GWR over OLS, taking into account the differences in degrees of freedom between the two models; $P \ll 0.01$). Thus, a highly significant non-stationarity was detected in the relationship. Indeed, local slopes of \ln -richness against $1/kT$ vary between -1.33 and $+0.97$ across the New World, with a median of -0.64 (Fig. 1b). A good match with MTE predictions is found mainly in the middle latitudes of North America, and in small bands of South America. In the Northern Hemisphere, both the explanatory power (r^2) and the slopes of the local regression increase almost continuously towards northern latitudes (Fig. 1c), supporting the curvilinearity found by Algar *et al.* (2007) in this region. Residuals of the GWR do not show spatial autocorrelation (Moran's I in the first distance class equal to 0.073; see Diniz-Filho *et al.*, 2003), although there are higher values clustered along the mountains and coasts (Fig. 1d).

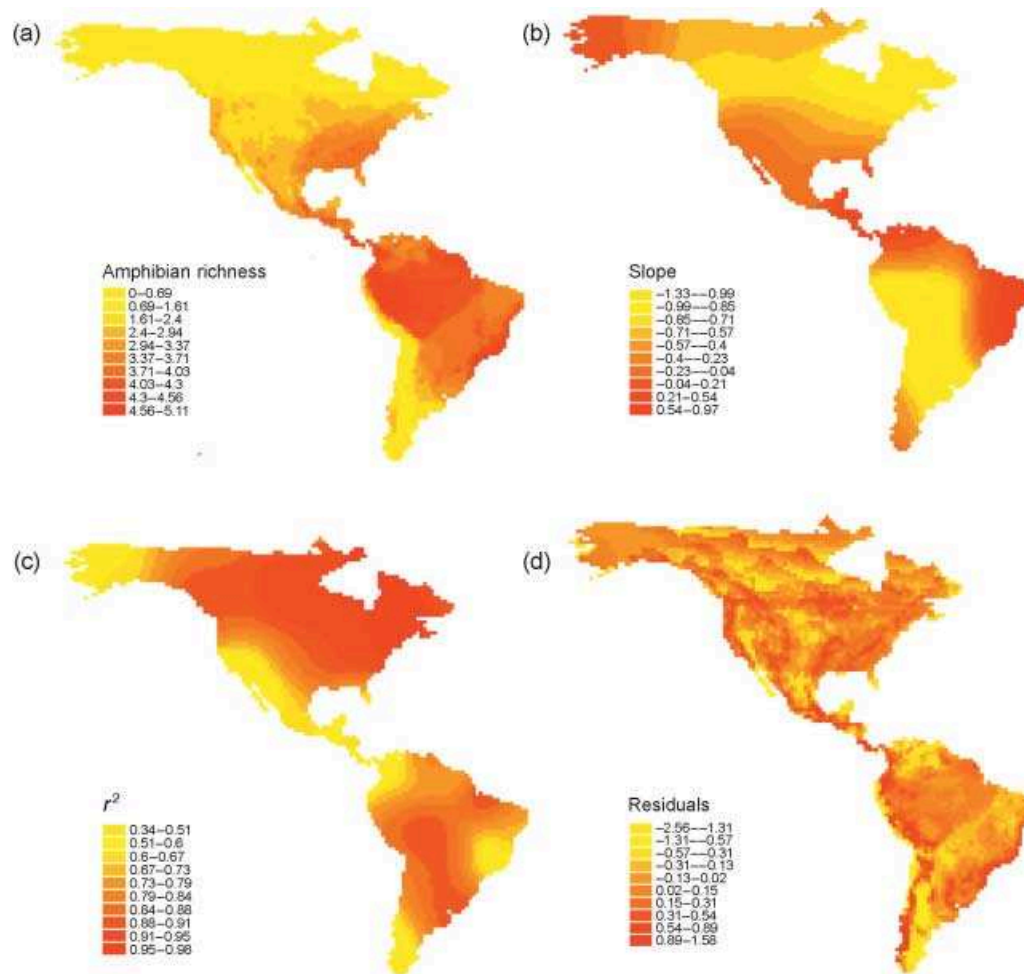


Figure 1 (a) Patterns of species richness for 3019 amphibian species in the New World, followed by patterns of spatial variation in regression parameters from GWR, including (b) the slope of \ln -transformed species richness against $1/kT$, (c) the model fit, given by r^2 , and (d) the GWR residuals.

The non-stationarity in the relationship between richness and temperature is in agreement with Hawkins *et al.*'s (2003) conjecture that energy is a more important driver of diversity in higher latitudes (and that water is probably a more limiting factor in the tropics, although this second component was not explicitly tested here; see also Whittaker *et al.*, 2007). In general, spatially structured variations in the effect of multiple predictors may be the underlying cause of the non-stationarity in the relationship between richness and temperature detected here. Another potential explanation of non-stationarity is that effects of temperature on other variables that are assumed to be constant in Allen *et al.*'s (2002) model (i.e. average body mass and abundance) also vary in space, generating a systematic lack of agreement with the MTE prediction in some regions but not in others. Finally, a nonlinear and spatially structured relationship between

energetic drivers of diversity and temperature (that is actually a surrogate of these) (see Huston, 2003; Clarke & Gaston, 2006) may be part of the explanation for non-stationarity. Thus, a GWR model using multiple predictors could be used to further investigate the causes of this non-stationarity in a more complex way.

Our GWR analyses of New World amphibians strongly support the recent conclusion by Algar *et al.* (2007) that MTE models for richness provide variable fits in different regions, with better fits found in mid North America for many groups (for amphibians, trees, blister beetles and tiger beetles). As previously discussed, the curvilinear relationships found by Algar *et al.* (2007) could be attributed to an absence of important ecological components in Allen *et al.*'s (2002) model or in part because of violation in the assumptions of constant abundance and body size. However, more importantly, our analysis using GWR shows

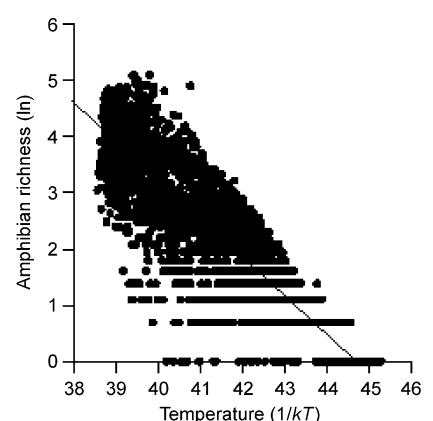


Figure 2 Global relationship between \ln -transformed species richness against $1/kT$, supporting MTE predictions (model I regression slope = -0.686).

that this does not occur only when the modelled relationship is curvilinear. Even a linear relationship that is, in principle, consistent with the MTE can hide more complex and non-stationary patterns of spatial variation in the responses of richness to temperature, creating a failure in Allen *et al.*'s (2002) simple predictions (see Hawkins *et al.*, 2007b). In a recent comparative analysis, Hawkins *et al.* (2007a) did not find consistent support of the MTE in higher latitudes, but since many data sets were compared, other sources of variation across data, probably related to how different organisms respond to temperature, may make it difficult to detect this better consistency with the MTE at higher latitudes. GWR analyses can be extended to other groups of organisms to check for a correspondence between patterns of non-stationarity which, in turn, could help in elucidating how general the MTE is and in which geographical domains Allen *et al.*'s (2002) model correctly predicts richness patterns.

FERNANDA APARECIDA DA SILVA CASSEMIRO¹, BRUNO DE SOUZA BARRETO², THIAGO FERNANDO L. V. B. RANGEL³ AND JOSÉ ALEXANDRE FELIZOLA DINIZ-FILHO^{4*}

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade de Brasília (UnB), Brasília, DF, Brazil

²Programa de Pós-Graduação em Ecologia & Evolução, ICB, Universidade Federal de Goiás (UFG), Goiás, Brazil

³Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, USA

⁴Departamento de Biologia Geral, ICB, UFG, Goiânia, GO, Brazil

*Correspondence: José Alexandre F. Diniz-Filho, Departamento de Biologia Geral, ICB, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO 74001-970, Brazil. E-mail: diniz@icb.ufg.br

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Brad Hawkins, Luis M. Bini, Andrew Allen and two anonymous reviewers for critical reading of the manuscript and useful discussions about MTE. F.A.S.C. and T.F.L.V.B.R. are supported by a CAPES and CAPES/Fulbright doctoral fellowships, whereas work by J.A.F.D.-F. has been continuously supported by several CNPq and FUNAPE/UFG grants.

REFERENCES

- Algar, A.C., Kerr, J.T. & Currie, D.J. (2007) A test of Metabolic Theory as the mechanism underlying broad-scale species-richness gradients. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 170–178.
- Allen, A.P., Gillooly, J.F. & Brown, J.H. (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, **297**, 1545–1548.
- Allen, A.P., Gillooly, J.T., Savage, V.M. & Brown, J.H. (2006) Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **103**, 9130–9135.
- Bickford, S.A. & Laffan, S.W. (2006) Multi-extent analysis of the relationship between pteridophyte species richness and climate. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 588–601.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.
- Clarke, A. & Gaston, K.J. (2006) Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 2257–2266.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guégan, J.-F., Hawkins, B.A., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Oberdorff, T., O'Brien, E. & Turner, J.R.G. (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, **7**, 1121–1134.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. & Hawkins, B.A. (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 53–64.
- Dutilleul, P. (1993) Modifying the *t* test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics*, **49**, 305–314.
- Foody, G.M. (2004) Spatial nonstationarity and scale-dependency in the relationship between species richness and environmental determinants for the sub-Saharan endemic avifauna. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 315–320.
- Foody, G.M. (2005) Clarifications on local and global data analysis. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 99–100.
- Fotheringham, A.S., Brunson, C. & Charlton, M. (2002) *Geographically weighted regression: the analysis of spatially varying relationships*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Gillooly, J.F. & Allen, A.P. (2007) Linking global patterns in biodiversity to evolutionary dynamics using metabolic theory. *Ecology*, **88** (in press).
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J.R.G. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**, 3105–3117.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F., Jaramillo, C.A. & Soeller, S.A. (2006) Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography*, **33**, 770–780.
- Hawkins, B.A., Albuquerque, F.S., Araújo, M.B., Beck, J., Bini, L.M., Cabrero-Sañudo, E.J., Castro-Parga, I., Diniz-Filho, J.A.F., Ferrer-Castán, D., Field, R., Gómez, J.F., Hortal, J., Kerr, J.T., Kitching, J.F., León-Cortés, J.L., Lobo, J.M.D., Montoya, D., Moreno, J.C., Olalla-Tárraga, M.Á., Pausas, J.G., Qian, H., Rahbek, C., Rodríguez, M.Á., Sanders, N.J. & Williams, P. (2007a) A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology*, **88** (in press).
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Araújo, M.B., Field, R., Hortal, J., Kerr, J.T., Rahbek, C., Rodríguez, M.Á. & Sanders, N.J. (2007b). Metabolic theory and diversity gradients: where do we go from here? *Ecology*, **88** (in press).
- Huston, M.A. (2003) Heat and diversity. *Science*, **299**, 512–513.
- Jetz, W., Rahbek, C. & Lichstein, J.W. (2005) Local and global approaches to spatial data analysis in ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 97–98.
- Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 321–327.
- Stuart, S.N., Chanson, J.S., Cox, N.A., Young, B.E., Rodrigues, A.S.L., Fischman, D.L. & Waller, R.W. (2004) Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, **306**, 1783–1786.
- Wang, Q., Ni, J. & Tenhunen, J. (2005) Application of a geographically-weighted regression analysis to estimate net primary production of Chinese forest ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 379–393.
- Whittaker, R.J., Nogués-Bravo, D. & Araújo, M.B. (2007) Geographic gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins *et al.* (2003) using European data for five taxa. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 76–89.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **34**, 273–309.

DOI: 10.1111/j.1466-8238.2007.00332.x

Editor: Tim Blackburn

APÊNDICE 2.

**Autocorrelação espacial, seleção de modelos e teste de hipóteses: implicações para
testar a teoria metabólica em anfíbios do novo mundo**

Spatial autocorrelation, model selection and hypothesis testing in geographical ecology: Implications for testing metabolic theory in New World amphibians

Autocorrelação espacial, seleção de modelos e teste de hipóteses em ecologia geográfica: implicações para testar a teoria metabólica em anfíbios do Novo Mundo

Fernanda A.S. Cassemiro¹

fernandacassemiro@gmail.com

José Alexandre Felizola Diniz-Filho²

diniz@icb.ufg.br

Thiago Fernando L.V.B. Rangel³

thiago.rangel@uconn.edu

Luís Maurício Bini²

bini@icb.ufg.br

Abstract

In this paper, we stressed that avoiding significance tests under an alternative model selection framework does not mean that spatial autocorrelation no longer matters, since Akaike information criterion (AIC) is sensitive to the presence of spatial autocorrelation. We exemplify our discussion by analysing species richness patterns of American amphibians, in the context of metabolic theory, to understand how the presence of spatial autocorrelation in data affects data analysis under alternative frameworks of hypothesis testing and model selection. In general, temperature was found to be an important predictor of species richness in both frameworks, although particular predictions of metabolic theory were not fully satisfied when taking spatial autocorrelation into account.

Key words: hypothesis testing; spatial autocorrelation; model selection; Akaike information criterion; macroecology; richness gradients; metabolic theory

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade de Brasília, Campus Universitário Darcy Ribeiro, 70910-900 Brasília DF, Brazil.

² Departamento de Biologia Geral, ICB, UFG, Campus Samambaia, Caixa Postal 131, 74001-970 Goiânia GO, Brazil.

³ Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, 75 N. Eagleville Road, Unit 3043, Storrs, CT 06269-3043, U.S.A.

Resumo

Neste artigo, enfatiza-se que evitar os testes de significância baseados na seleção de modelos alternativos não significa que a autocorrelação espacial não ocorra, pois o critério de informação de Akaike (AIC) é sensível à presença de autocorrelação espacial. A discussão é exemplificada pela análise de padrões de riqueza de espécies de anfíbios americanos, no contexto da teoria metabólica, de forma a entender como a presença da

autocorrelação afeta a análise dos dados com base em uma abordagem alternativa de teste de hipótese e seleção de modelos. Em geral, a temperatura foi uma importante preditora da riqueza de espécies em ambas as abordagens, embora previsões específicas da teoria metabólica não foram completamente alcançadas quando consideramos a autocorrelação espacial.

Palavras-chave: teste de hipóteses; autocorrelação espacial; seleção de modelos; critério de infomação de Akaike; macroecologia; gradiente de riqueza; teoria metabólica

Introduction

In recent years there has been increasing interest in the application of spatial analysis techniques to problems in ecology and biogeography (see Fortin and Dale, 2005 for a recent review). This has been motivated by several advances, including a resurgence of interest in broad-scale diversity gradients and other macroecological patterns, the ability to deal with large databases on biodiversity, climate and geography, and the application of more sophisticated statistical techniques that take into account the spatial dimension of data (Keitt *et al.*, 2002). This final point arises from the recognition that spatially distributed ecological phenomena usually generate spatial autocorrelation in biological data, an issue that can be viewed either as a ‘problem’ that must be solved or as an opportunity to understand the spatial context of these phenomena (Legendre, 1993; Legendre and Legendre, 1998). It is now widely recognized that spatial autocorrelation affects significance tests in geographical ecology analyses, since error variances are underestimated (Legendre, 1993; Legendre and Legendre, 1998; Diniz-Filho *et al.*, 2003; Dormann, 2007). For example, when spatial structure appears in regression residuals, this is an indicative of a potential misspecification in the regression models, which usually assume normally distributed and independent errors with constant variance (see Lennon, 2000 and Diniz-Filho *et al.*, 2003 for a discussion on the origins of autocorrelation structures in richness data). Formally, the covariance matrix among residuals is equal to $\sigma^2\mathbf{I}$,

where \mathbf{I} is an identity matrix (Cressie, 1993; Haining, 1990, 2002; Griffith, 2003). This is why spatial statistics, and specifically spatial regression models, are used to ‘correct for’ or to ‘take into account’ the presence of spatial structure in data or model residuals. As pointed out by Cressie (1993), “...if it appears that [spatial covariance among residuals] > 0 , there may be a missing variable (varying spatially) that is causing it. By (unknowingly) modelling its presence through spatial dependence parameters, the spatial model is more resistant to misspecification errors”. Despite the ever increasing range of spatial statistics that can be applied to macroecological and biogeographical data (Lennon, 2000; Lichstein *et al.*, 2002; Liebholt and Gurevitch, 2002; Legendre *et al.*, 2002; Diniz-Filho *et al.*, 2003; Hawkins and Porter, 2003; Borcard *et al.*, 2004; Diniz-Filho and Bini, 2005; Bahn and MacGill, 2007; Kuhn, 2007; Dormann, 2007; for recent examples), many ecologists still have problems dealing with the phenomenon of spatial autocorrelation. Simultaneously, there has been a reaction growing for quite some time against the standard statistical testing approach when applied to non-experimental, usually broad-scale spatial data in ecology and evolution, especially with respect to model selection procedures (e.g., Quinn and Dunham, 1983; Hilborne and Mangel, 1997; Hobbs and Hilborne, 2006; Stephens *et al.*, 2007; see also Cohen, 1994). As a consequence of this latter movement, an increasing number of ecologists now advocate alternative approaches to data analysis, including Bayesian methods and model selection pro-

cedures based on information theory (mainly Akaike Information Criterion, AIC), thereby completely avoiding the classical hypothesis-testing approach (see Burnham and Anderson, 2002, 2004; Ellison, 2004; Johnson and Omland, 2004; Richards, 2005; Stephens *et al.*, 2007).

For ecologists working with broad-scale geographic distribution data and derived measures, such as species richness, it is tempting to link these two discussions (i.e., problems in estimating true Type I errors in the presence of spatial autocorrelation and conceptual problems with hypothesis testing) and justify a paradigm shift from hypothesis testing to model selection under information theory at least in part as a way to deal with inferential problems caused by spatial autocorrelation (e.g., Stohlgren *et al.*, 2005; Segurado *et al.*, 2006). However, we would like to stress here that avoiding significance tests under an alternative model selection framework in fact does not necessarily mean that spatial autocorrelation no longer matters, although this has not yet been explicitly tested in geographical ecology (but see Hoeting *et al.*, 2006). In this paper, we discuss how geographical data analysis can be understood with respect to the alternative frameworks of hypothesis testing and model selection, especially considering the presence of spatial autocorrelation in data. To illustrate our point, we analysed spatial patterns of species richness of American amphibians, showing how data fits the predictions from metabolic theory of ecology (see Allen *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004; Hawkins *et al.*, 2007a,b) under the two alternative data analysis frameworks.

Material and methods

Data

To illustrate the use of hypothesis testing and model selection frameworks we analysed data of 3,019 amphibians species of New World, obtained from Global Amphibian Assessment (see Stuart *et al.*, 2004), available at <http://www.natureserve.org>, using grid with 4,187 cells of 1° of latitude and longitude. We selected seven predictors for further analysis: annual actual evapotranspiration (AET), elevation (ELEV), mean annual temperature (TEMP), annual potential evapotranspiration (PET), mean annual precipitation (PREC), averaged relative humidity (HUM), net primary productivity (NPP) (New *et al.*, 1999).

Hypothesis testing

We first analysed the effect of temperature on species richness, following recent work on the metabolic theory of ecology (MTE, see Allen *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004). The idea of applying MTE to evaluate richness gradients is that regressing the logarithm of species richness of ectotherms organisms against temperature will give a specific slope (see below), which was derived based on the first principles of thermodynamics and on biochemical kinetics at cellular level. Thus, testing this particular prediction of metabolic theory represents the classical application of hypothesis testing in geographical ecology. Temperature is given as $1/kT$, where temperature T is expressed in Kelvin and k is Boltzmann's constant (in eV, equal to 8.62×10^{-5}) and the predicted slope should be between -0.6 and -0.7 (Brown *et al.*, 2004; see also Evans and Gaston, 2005 for definitions). The observed slope b can be statistically compared with a parametric value of β using, for example, the classical t -distribution, in which $t = (b - \beta)/s_b$, where s_b is the standard error of slope. However, it is important to realize that

this simple test of the theory suffers from a potential problem, because there is usually a strong autocorrelation in model residuals. This can be tested using Moran's I coefficients (see Diniz-Filho *et al.*, 2003; Rangel *et al.*, 2006). Thus, hypothesis testing from OLS model may be biased and it is necessary to adopt an explicit spatial regression approach to better test a hypothesis about a regression slope.

The statistical theory underlying spatial data is now well developed (Haining 1990, 2002; Cressie, 1993), although new issues and methods continue to arise (see Anselin, 2002; Fotheringham *et al.*, 2002; Griffith, 2003; Diniz-Filho and Bini, 2005; Kuhn *et al.*, 2006; Carl and Kuhn, 2007; Kuhn, 2007). A way to incorporate spatial autocorrelation structure in data analysis is better understood in a generalized least squares (GLS) regression framework. The standardized regression slopes (given in the vector β) are used to evaluate the relative importance of the predictors (matrix X) in explaining a given response variable (the vector Y), and are obtained by

$$\beta = (X^T \Sigma^{-1} X)^{-1} X^T \Sigma^{-1} Y$$

where Σ^{-1} is a matrix containing the spatial structure in the residuals. The residuals can be obtained from a standard, non-spatial multiple regression (OLS), and spatial structures in these residuals can be modelled using different forms of correlograms and variograms (spherical, exponential, Gaussian, etc.), and then these parameters can be used to estimate Σ (see Cressie 1993). Simultaneous autoregressive (SAR) and conditional autoregressive (CAR) spatial regression models can also be generated by using specific definitions of Σ as a function of residual autocorrelation (see Lichstein *et al.*, 2002; Tognelli and Kelt, 2004; for recent applications in Ecology). For example, in the SAR model, the covariance matrix Σ is given by

$$\Sigma = \sigma^2 [(I - \rho W)^T]^{-1} [I - \rho W]^{-1}$$

where ρ is the first-order autoregressive parameter and W is the row-standardized connectivity matrix among

spatial units (Cressie, 1993; Haining, 2002). Notice that when $\Sigma = \sigma^2 I$ (i.e., the residuals are independent, with zero covariance, and they have constant variance σ^2), the GLS estimation of the β vector will reduce to the standard OLS estimator of the regression coefficients. We fitted a SAR model building the matrix W based on the distance among cells ($W=1/d^3$, where d is distance between a pair of sample size).

All spatial analyses were performed in SAM 2.0 (Rangel *et al.*, 2006), freely available at www.ecoevol.ufg.br/sam.

Model selection and information theory

In the absence of a formal mathematical model to deal with collinearity among temperature and other predictors (i.e., that can generate a different theoretical partial slope b to be formally tested, as previously described – see Hawkins *et al.*, 2007b), the alternative to understand patterns of species richness is to identify the best predictive model and then link this model with the available theories to explain geographic patterns in richness (e.g., Hawkins *et al.*, 2003). Within the context of metabolic theory, we can at least verify if temperature is one of the predictors retained in the best environmental model, providing support for a formal modelling strategy to understand how collinearity could be incorporated into metabolic theory. It is also possible to verify that the partial coefficient of temperature (i.e., taking into account all other predictors) is still close to MTE predictions. In this case, it might be appropriate to abandon the idea of a formal hypothesis testing and shift to a model selection framework under information theory (i.e., we are not interested in simply rejecting the null hypothesis of $b = 0$ for all predictors; rather, it is more interest to compare multiple potential alternative models and to verify the parameter estimated).

The likelihood of data given multiple possible models has been recently evaluated under information theory, a com-

pletely different framework from classical hypothesis testing (Burham and Anderson, 2002). Akaike information criterion (AIC) is the most widely used metrics for model selection under this new framework and is computed as

$$AIC = -2 \text{Ln} [L(x | M_i)] + 2K$$

where $\text{Ln}[L(x|M_i)]$ is the log-likelihood of data x given the model M_i , as previously defined, and K is the number of parameters in the model. A small-sample correction, which must always be used when $n/K > 40$, is easily obtained by adding the term $[2K(K+1)/(n-K-1)]$ to the AIC formula. When computing an ordinary least squares (OLS) regression, an approximate AIC value can be given by

$$AIC = n \text{Ln}(\sigma^2) + 2K$$

where σ^2 is the variance of the residuals of each regression model, and K is the number of parameters, including the intercept and the residual variance σ^2 . The value of σ^2 is used as a proxy for the likelihood of the model given the data, and is given by

$$\sigma^2 = e^T e / n$$

where e is the vector with regression residuals (see Burham and Anderson, 2002, 2004 for details).

After calculating AIC values for various models, one can use the standard model selection protocol (Burham and Anderson, 2002; Johnson and Omland, 2004; Richards, 2005). The AIC of each model is transformed to DAIC, which is the difference between AIC of each model and the minimum AIC found for the set of models compared. A value of DAIC higher than 7 indicates that a model has a poor fit relative to the best model, whereas a value less than 2 indicates that a model is equivalent to the minimum AIC model (Burham and Anderson, 2002, 2004). The DAIC values can also be used to compute Akaike's weighting of each model (w_i), which provides evidence that the model is actually the best explanatory model. These values of w_i are usually standardized by their sum across all models evaluated, so they are dependent on the set of models used, and are given then by

$$w_i = e^{(-1/2 \Delta AIC)} / \sum_j [e^{(-1/2 \Delta AIC_j)}]$$

Finally, w_i values can also be used to define the relative importance of each predictor across the full set of models evaluated by summing w_i values of all models that include the predictor of interest, taking into account the number of models in which each predictor appears (Burham and Anderson, 2002). Thus, since AIC is dependent on σ^2 , even in the absence of a specific statistical hypothesis to be tested it is still important to know how autocorrelation in data perturbs model selection procedures. Of course, model selection based on statistical criterion (such as in stepwise procedures) will be strongly affected by autocorrelation, since they are based on P -values that are biased in the presence of autocorrelation, tending to result in the inclusion of all variables in the model (since they all tend to be statistically significant). However, since spatial autocorrelation biases residual variance estimates and affects the likelihood of the OLS model given the data (due to probable misspecifications), it will affect model selection procedures too, as well as in SAR analysis, which create another residual variance. Thus, we compared OLS and SAR results for 22 models to understand how explicitly incorporating spatial structure into regression model affects model selection procedure based on AIC.

Results

For the New World amphibians data, we found a slope of -0.686 ($CI_{95\%} = -0.63, -0.742$) according to an OLS regression (Figure 1A). The confidence interval does not include zero, so the slope is significant at 5% level (i.e., differs from zero, the expectation under the null hypothesis, $H_0: \beta = 0$). The temperature ($1/kT$) explains 83.5% of the variation in the logarithm of species richness (Figures 1A, B), although a heterocedastic distribution can be observed, forming a constraint envelope common in macroecological data (see Brown, 1995; Gaston and Blackburn,

2000). Confidence interval includes the expected value of -0.60 or -0.70 , so this dataset support metabolic theory.

However, for the first geographic distance class (0 – 463 km), a Moran's I coefficient equal to 0.427 ($P < 0.001$, based on a randomization test) was found, so that a spatially explicit regression model can be fitted to better estimate slope and confidence interval. The SAR model got worse model fit, with an $R^2 = 0.087$ due to pure effect of temperature, although R^2 of the fitted model (including both predictor and space) was higher than OLS ($R^2 = 0.928$) (see Rangel *et al.*, 2006). The slope of temperature was reduced to -0.354 ($CI_{95\%} = -0.331, -0.377$), less consistent with metabolic theory than the original OLS model. The SAR model is in principle more adequate than OLS, since the residuals are much less spatially autocorrelated (Moran's I at the first distance class $I = 0.167, P = 0.206$) (but see Hawkins *et al.*, 2007c). Other forms of spatial regression (CAR) and spatial filtering (Rangel *et al.*, 2006; not shown to conserve space) provided equivalent results (although some of them showed no significant correlation between the two variables).

The comparison between OLS and SAR results for the 23 models incorporating multiple combinations of environmental predictors is shown in Table 1. The correlation between ΔAIC values of SAR and OLS models is high ($r = 0.907$), which suggests a very similar sequence of ranking between alternative models generated by non-spatial and spatial models. However, this correlation is mainly due to the models with high ΔAIC values (the poor models) found in both SAR and OLS regressions.

In both SAR and OLS, the full models (i.e., with all predictors, TEMP, NPP, PET, AET, PREC, ELEV and HUM) were retained as the best models (i.e., $\Delta AIC = 0$) (Table 1). The other models showed very high ΔAIC values, so they are not parsimonious explanations for richness patterns, suggesting that variations in temperature alone are not a good explanation for richness patterns.

Notice also that regression coefficient for temperature in the best model selected using AIC was equal to -0.496 to SAR and -0.668 to OLS, whereas the standardized regression coefficient was equal to -0.66 in SAR and -0.889 in OLS (Table 2). Temperature was the predictor with highest standardized coefficient, followed by AET and RELEV, despite best estimated coefficient by SAR is a bit lower than expected by MTE.

Discussion

Spatial autocorrelation, model selection and hypothesis testing

Under a classical hypothesis testing framework, OLS analysis strongly supports MTE, since the observed slope is not statistically different from the predicted one. However, after taking spatial autocorrelation into account using spatial regression (SAR), we found even less support for metabolic

theory. Thus, using spatial models qualitatively changed our conclusions, although this is probably not so simple (Hawkins *et al.*, 2007c). Most of the statistical literature suggests that spatial regression is more robust than OLS when there is strong, and since Allen *et al.* (2002) did not consider these issues, we can say that MTE is not quite well supported when using a more adequate model that takes residual autocorrelation into account. However, Hawkins *et al.* (2007c; see also Diniz-Filho *et al.*, 2003) recently warned that adding spatial components may also add scale issues to the modeling process that may disturb parameter estimation and, more importantly, interpretation of the parameter.

Thus, tests of metabolic theory that do not incorporate spatial structure may not be robust. The difference in slopes obtained from OLS and SAR models also suggests that most of regression of logarithm of richness against tem-

perature found using OLS might be due to spatial covariance structure in both variables (as well as non-stationarity issues, see Cassemiro *et al.*, 2007). This leads to a more complicated issue of how to evaluate simultaneously the effect of temperature and other predictors (including the effects of unknown 'latent' predictors that are 'captured' by spatial structure), under metabolic theory, leading to issues of comparison of multiple models, incorporating different sets of predictors.

When we compare the Δ AIC values between SAR and OLS alternative models, we verified that the lower values were found in OLS regression, as found in many other studies (see Kuhn, 2007). These lower values of OLS when compared to SAR are due to the fact that OLS regression does not take spatial structure into account. Indeed, all OLS models contain significant spatial autocorrelation in the first distance class (Table 1), so they are not maximum likelihood models

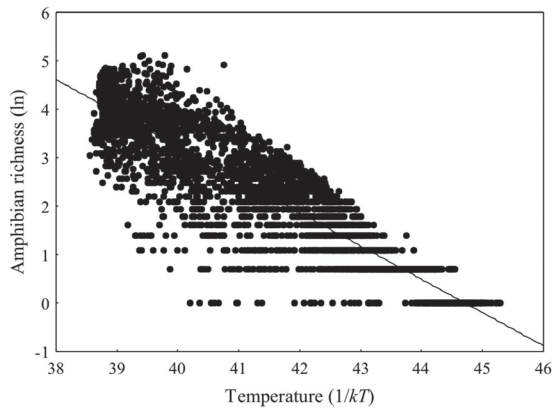
Table 1. Results of model selection based on AIC values calculated from Ordinary Least-Squares (OLS) and Simultaneous AutoRegressive (SAR) models, including the Δ AIC values and the standardized Akaike's weightings (w). The best model under each approach is in bold. The I -value refers to the Moran's I autocorrelation coefficient in OLS residuals in the first geographic distance class (0-463 km).

| | SAR | | OLS | | |
|---------------------------------------|--------------|----------|--------------|----------|--------------|
| | Δ AIC | w | Δ AIC | w | I |
| AET,PET | 3577.641 | 0.00 | 3567.873 | 0.00 | 0.57 |
| AET,PREC | 3 577.641 | 0.00 | 4319.985 | 0.00 | 0.657 |
| PET,PREC | 3618.091 | 0.00 | 3571.938 | 0.00 | 0.58 |
| AET,PET,PREC | 3618.091 | 0.00 | 3465.549 | 0.00 | 0.593 |
| AET,NPP | 3335.788 | 0.00 | 4305.343 | 0.00 | 0.666 |
| NPP,PET | 3776.86 | 0.00 | 3278.093 | 0.00 | 0.565 |
| NPP,PREC | 3752.266 | 0.00 | 5516.111 | 0.00 | 0.681 |
| AET,PET,NPP | 3312.15 | 0.00 | 3242.638 | 0.00 | 0.586 |
| AET,PET,NPP,PREC | 3148.682 | 0.00 | 3200.8 | 0.00 | 0.601 |
| TEMP,AET | 2190.009 | 0.00 | 856.033 | 0.00 | 0.452 |
| TEMP,PET | 2382.434 | 0.00 | 1985.884 | 0.00 | 0.451 |
| TEMP,AET,PET | 1193.59 | 0.00 | 135.422 | 0.00 | 0.403 |
| TEMP,PREC | 2070.23 | 0.00 | 880.629 | 0.00 | 0.443 |
| TEMP,AET,PET,PREC | 1130.787 | 0.00 | 82.592 | 0.00 | 0.405 |
| TEMP,NPP | 2179.02 | 0.00 | 752.755 | 0.00 | 0.418 |
| TEMP,NPP,PET,AET | 1060.516 | 0.00 | 74.412 | 0.00 | 0.416 |
| TEMP,NPP,PET,AET,PREC | 1003.775 | 0.00 | 40.941 | 0.00 | 0.417 |
| TEMP,NPP,PET,AET,PREC,ELEV,HUM | 0 | 1 | 0 | 1 | 0.431 |
| TEMP,HUM | 2496.984 | 0.00 | 1472.458 | 0.00 | 0.402 |
| TEMP,HUM,AET,PET | 1192.57 | 0.00 | 136.677 | 0.00 | 0.402 |
| TEMP,ELEV | 1521.546 | 0.00 | 1975.022 | 0.00 | 0.444 |
| HUM,ELEV | 4739.809 | 0.00 | 9133.797 | 0.00 | 0.801 |
| ELEV,PREC | 4010.902 | 0.00 | 5685.369 | 0.00 | 0.616 |

Table 2. Linear coefficients of OLS and SAR regressions of log-transformed species richness in New World on seven environmental variables.

| | SAR | | | | | OLS | | | | |
|------|-----------------------|----------|----------------|----------|----------|-----------------------|----------|----------------|----------|----------|
| | Standardized <i>b</i> | <i>b</i> | Standard Error | <i>t</i> | <i>P</i> | Standardized <i>b</i> | <i>b</i> | Standard Error | <i>t</i> | <i>P</i> |
| AET | 0.204 | 0.009 | <0.001 | 12.874 | <0.001 | 0.36 | 0.015 | <0.001 | 19.005 | <0.001 |
| PET | -0.018 | -0.004 | <0.001 | -6.162 | <0.001 | -0.364 | -0.014 | <0.001 | -19.256 | <0.001 |
| PREC | 0.073 | 0.05 | 0.007 | 7.466 | <0.001 | 0.06 | 0.041 | 0.008 | 5.082 | <0.001 |
| HUM | 0.093 | 0.009 | 0.001 | 7.821 | <0.001 | 0.019 | 0.002 | 0.001 | 1.946 | 0.052 |
| ELEV | 0.165 | <0.001 | <0.001 | 18.088 | <0.001 | 0.044 | <0.001 | <0.001 | 6.331 | <0.001 |
| NPP | 0.041 | 0.199 | 0.028 | 7.073 | <0.001 | 0.072 | 0.345 | 0.047 | 7.286 | <0.001 |
| TEMP | -0.66 | -0.496 | 0.017 | -28.232 | <0.001 | -0.889 | -0.668 | 0.013 | -50.335 | <0.001 |

A)



B)

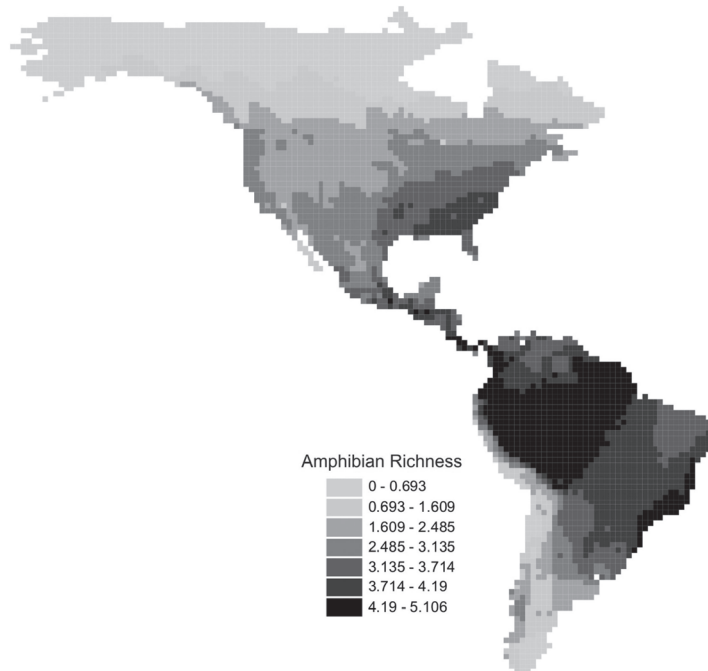


Figure 1. A. Relationship between ln-transformed species richness of amphibians and temperature for 4187 cells (1° x 1° latitude-longitude), covering the American continent. Temperature is expressed as 1/kT, where *k* is Boltzmann’s constant and *T* is average annual temperature in degrees Kelvin. **B.** Spatial patterns of Amphian richness in the New World.

because residuals are not independent. Thus, this apparently lower uncertainty should not be viewed as an advantage of OLS over spatial model.

In fact, it is equivalent to find a very low Type I error for a given predictor that, as we already discussed, may be artificially caused by spatial autocorrelation. In this case, one should be ‘certain’ about the effect of a given predictor but, when taking into account spatial autocorrelation, its influence may be smaller than previously assumed (Lichstein *et al.*, 2002), as occurred with the effect of temperature on species richness, as previously described.

Because of the high ΔAIC in the models, the Akaike weights w_i are not dispersed among them, suggesting a considerable certainty in deciding the best model. Certainly the model with ΔAIC equal zero is the best model in SAR and OLS. This absence of variation in the ΔAIC and Akaike weights values might be due to great amount of our data. According to Richards (2005), AIC ranks models depends on the amount type of data, and simpler models often rank highly when data are scarce. On the other hand, more complex models usually improve the ranking as more data is collected. The same author also points out that, the more data collected, the less likely a useful simple model will be judged best according to AIC.

What is the support for metabolic theory under alternative data analysis frameworks?

Our analyses of American amphibians under the two alternative data analysis

frameworks may be useful to define further developments in both methodological and theoretical issues on MTE. Classical hypothesis testing does not provide strong support to the theory when taking into account autocorrelation in data, probably, because part of the correlation between richness and temperature may be due to intrinsic spatial components. This suggests that further developments may be necessary to establish data statements for analysis (see Hawkins *et al.*, 2007b) and to establish expected slopes for temperature taking into account its correlation with other predictors, including latent spatial structure and productivity variables (see Brown *et al.*, 2004) in a multivariate context.

Casemiro *et al.* (2007) showed that part of this correlation may also be due to spatially structured variations, which can be the cause of the non-stationarity in the relationship between richness and temperature, showed by Geographically Weighted Regression analysis (GWR). Another potential explanation of non-stationarity is that the effects of temperature on other variables that are assumed to be constant in Allen *et al.*'s (2002) model (i.e., average body mass and abundance) also vary in space, generating then a systematic lack of agreement with the MTE prediction in some regions, but not in others.

Until further developments for understanding the predictions of metabolic theory in a multivariate context, a model selection framework seems to be the best way to evaluate the role of multiple predictors on species richness. Analyses based both on OLS and SAR suggest that temperature is of great importance to species richness in New World amphibians, although SAR coefficients in the multiple regression model also do not represent direct support for metabolic theory. This may be due to several reasons, especially break with model assumptions such as spatial variation in abundance and body size (see Hawkins *et al.*, 2007b). Also, it is important to note that many am-

phibians species may thermoregulate (Hutchinson and Dupré, 1992), thereby not all species in this study can be true ectotherms, as required for a good test of metabolic theory. Thus, this study provides the basis for further refinements in the theory taking into account the species physiology as well as multivariate and multi-scale nature of causal explanations for species richness.

Concluding remarks

There is no doubt that understanding the origins of spatial autocorrelation in geographical data is important both to investigate the processes underlying spatial patterns and to estimate parameters correctly. In this context, it is important to realize that model selection procedures based on AIC values may be also sensitive to the presence of residual autocorrelation and, thus, shifting from a classical hypothesis testing to information theory or Bayesian approaches will not necessarily 'eliminate the problem' of spatial autocorrelation in data. Despite this, our analyses suggest that model selection procedure using AIC based on OLS and SAR models tend to find the same models with a high number of predictors, and with high certainty in model choice. This may be due to great amount of structure in our data, which consequently leads to an easily in establishing a rank of predictor importance. In general, temperature was found to be an important predictor of species richness in both frameworks, although particular predictions of MTE were not fully satisfied when taking spatial autocorrelation into account.

Acknowledgments

Work by F.A.S.C. and T.F.L.V.B.R. are supported by a CAPES and CAPES/Fulbright doctoral fellowships, whereas work by J.A.F.D.F. and L.M.B. has been continuously supported by several CNPq and FUNAPE/UFG grants.

References

- ALLEN, A.P.; BROWN, J.H. and GYLLOOLY, J.F. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics and the energetic equivalence rule. *Science*, **297**:1545-1548.
- ANSELIN, L. 2002. Under the Hood. Issues in the specification and interpretation of spatial regression models. *Agricultural Economics*, **27**:247-267.
- BAHN, V. and MACGILL, B. 2007. Can niche-based distribution models outperform spatial interpolation? *Global Ecology and Biogeography*, **16**:733-742.
- BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; AVOIS-JACQUET, C. and TUOMISTO, H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, **85**:1826-1832.
- BROWN, J. H. 1995. *Macroecology*. Chicago, University of Chicago Press, 284 p.
- BROWN, J.L.; GILLOOLY, J.F.; ALLEN, A. P.; SAVAGE, V. M. and WEST, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of Ecology. *Ecology*, **85**:1771-1789.
- BURNHAM, K.P and ANDERSON, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference. A practical information – theoretical approach*. New York, Springer, 284 p.
- BURNHAM, K.P and ANDERSON, D.R. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research*, **33**:261-303.
- CARL, G. and KUHN I. 2007. Analyzing spatial ecological data using linear regression and wavelet analysis. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment*, **22**: in press.
- CASSEMIRO, F.A.S.; BARRETO, B.S.; RANGEL, T.F.L.V.B. and DINIZ-FILHO, J.A.F. 2007. Non-stationarity, diversity gradients and the metabolic theory of ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **16**:820-822.
- COHEN, J. 1994. The Earth is round ($p < 0.05$). *American Psychologist*, **49**:997-1003.
- CRESSIE, N.A.C. 1993. *Statistics for Spatial Data*. New York, Wiley-Interscience Publications, 900 p.
- DINIZ-FILHO, J.A.F. and BINI, L.M. 2005. Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography*, **14**:177-185.
- DINIZ-FILHO, J.A.F.; BINI, L.M. and HAWKINS, B.A. 2003. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **12**:53-64.
- DORMANN, C.F. 2007. Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecology and Biogeography*, **16**:129-138.
- ELLISON, A.M. 2004. Bayesian inference in Ecology. *Ecology Letters*, **7**:509-520.
- EVANS, K.L. and GASTON, K.J. 2005. People, energy and avian species richness. *Global Ecology and Biogeography*, **14**:187-196.
- FOTHERINGHAM, A.S.; BRUNSDON, C. and CHARLTON, M. 2002. *Geographically wei-*

- ghted regression: the analysis of spatially varying relationships*. Chichester, Wiley, 282 p.
- FORTIN, M.J. and DALE, M.R.T. 2005. *Spatial analysis: A guide for ecologists*. Cambridge, Cambridge University Press, 365 p.
- GASTON, K.J. and BLACKBURN, T.M. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Oxford, Blackwell Science, 377 p.
- GRIFFITH, D.A. 2003. *Spatial autocorrelation and spatial filtering. Gaining understanding through theory and visualization*. New York, Springer, 247 p.
- HAINING, R. 1990. *Spatial data analysis in the social and environmental sciences*. Cambridge, Cambridge University Press, 431 p.
- HAINING, R. 2002. *Spatial data analysis*. Cambridge, Cambridge University Press, 452 p.
- HAWKINS, B.A. and PORTER, E.E. 2003. Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography*, **12**:475-481.
- HAWKINS, B.A.; ALBUQUERQUE, F.S. ; ARAÚJO, M.B.; BECK, J.; BINI, L.M.; CABRERO SAÑUDO, F.J.; CASTRO-PARGA, I.; DINIZ-FILHO, J.A.F.; FERRER-CASTÁN, D.; FIELD, R.; GÓMEZ, J.F.; HORTAL, J.; KERR, J.T.; KITCHING, J.F.; LEÓN-CORTÉS, J.L.; LOBO, J. M.D.; MONTOYA, D.; MORENO, J.C.; OLALLA-TÁRRAGA, M.Á.; PAUSAS, J.G.; QIAN, H.; RAHBEK, C.; RODRÍGUEZ, M.Á.; SANDERS, N.J. and WILLIAMS, P. 2007a. A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology*, **88**:1877-1888.
- HAWKINS, B.A.; DINIZ-FILHO, J.A.F.; BINI, L.M.; ARAÚJO, M.B.; FIELD, R.; HORTAL, J.; KERR, J.T.; RAHBEK, C.; RODRÍGUEZ, M.Á. and SANDERS, N. 2007b. Metabolic theory and diversity gradients: where do we do from here? *Ecology*, **88**:1898-1902.
- HAWKINS, B.A.; DINIZ-FILHO, J.A.F.; BINI, L.M.; DE MARCO P. and BLACKBURN, T. 2007c. Red herrings revisited: spatial autocorrelation and parameter estimation in geographical ecology. *Ecography*, **30**:375-384.
- HAWKINS, B.A.; PORTER, E.E. and DINIZ-FILHO, J.A.F. 2003. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology*, **84**:1608-1623.
- HILBORNE, M. and MANGEL, R. 1997. *The ecological detective: confronting models with data*. Princeton, Princeton University Press, 330 p.
- HOBBS, N.T. and HILBORN, R. 2006. Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: A guide to self teaching. *Ecology Applied*, **16**:5-19.
- HOETING, J.A.; DAVIS, R.A.; MERTON, A.A. and THOMPSON, S.E. 2006. Model selection for geostatistical models. *Ecological Applications*, **16**:87-98.
- HUTCHINSON, V.H. and DUPRÉ, R.K. 1992. Environmental physiology of the amphibians. In: M.E. FEDER and W.W. BURGGREN (eds.), *Thermoregulation*. Chicago, University of Chicago Press, p. 206-249.
- JOHNSON, J.B. and OMLAND, K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**:101-108.
- KEITT, T.H.; BJØRNSTAD, O.N.; DIXON, P.M. and CITRON-POUSTY, S. 2002. Accounting for spatial patterns when modelling organism-environment interactions. *Ecography* **25**:616-625.
- KÜHN, I. 2007. Incorporating spatial autocorrelation may invert observed patterns. *Diversity and Distributions*, **13**:66-69. Blackwell Publishing Ltd
- KÜHN, I.; BIERMAN, S.M.; DURKA, W. and KLOTZ, S. 2006. Relating geographical variation in pollination types to environmental and spatial factors using novel statistical methods. *New Phytologist*, **172**:127-139.
- LEGENDRE, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**:1659-1673.
- LEGENDRE, P. and LEGENDRE, L. 1998. *Numerical ecology*. Amsterdam, Elsevier, 853 p.
- LEGENDRE, P.; DALE, M.R.T.; FORTIN, M.J.; GUREVITCH, J.; HOHN, M. and MYERS, D. 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography*, **25**:601-615.
- LENNON, J.J. 2000. Red-shifts and red herrings in geographical ecology. *Ecography*, **23**:101-113.
- LICHSTEIN, J.W.; SIMONS, T.R.; SHRINER, S.A. and FRANZREB, K.E. 2002. Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs*, **72**:445-463.
- LIEBHOLD, A.M. and GUREVITCH, J. 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography*, **25**:553-557.
- NEW, M.G.; HULME, M. and JONES, P.D. 1999. Representing 20th century space-time climate variability. I: Development of a 1961-1990 mean monthly terrestrial climatology. *Journal of Climate*, **12**:829-856.
- QUINN, J.F. and DUNHAM, A.E. 1983. On hypothesis testing in ecology and evolution. *The American Naturalist*, **122**:602-617.
- RANGEL, T.F.L.V.B.; DINIZ-FILHO, J.A.F. and BINI, L.M. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, **15**:321-327.
- RICHARDS, S.A. 2005. Testing ecological theory using the information-theoretic approach: examples and cautionary results. *Ecology*, **86**:2805-2814.
- SEGURADO, P.; ARAÚJO, M.B. and KUNIN, W.E. 2006. Consequences of spatial autocorrelation for niche-based Models. *Journal of Applied Ecology*, **43**:433-444.
- STEPHENS, P.A.; BUSKIRK, S.W. and DEL RIO, C.M. 2007. Inference in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**:192-197.
- TOHLGREN, T.J.; BARNETT, D.; FLATHER, C.; KARTESZ, J. and PETERJOHN, B. 2005. Plant species invasions along the latitudinal gradient in the United States. *Ecology*, **86**:2298-2309.
- STUART, S.N.; CHANSON, J.S.; COX, N.A.; YOUNG, B.E.; RODRIGUES, A.S L.; FISCHMAN, D.L. and WALLER, R.W. 2004. Status and trends of amphibian declines and Extinctions worldwide. *Science*, **306**:1783-1786.
- TOGNETTI, M.F. and KELT, D.A. 2004. Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography*, **27**:427-436.

Submitted on June 11, 2007

Accepted on August 06, 2007

APÊNDICE 3.

A teoria metabólica da ecologia e as taxas evolutivas de anfíbios hilídeos do Novo Mundo

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21

**The metabolic theory of ecology and the evolutionary rates of
hylid frogs of the New World.**

Fernanda A.S. Cassemiro¹, José Alexandre Felizola Diniz-Filho²

¹*Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade de Brasília (UnB),
Brasília, DF, Brasil. (fernandacassemiro@gmail.com)*

²*Departamento de Biologia Geral, ICB, Universidade Federal de Goiás, CP 131, 74
001-970, Goiânia, GO, Brasil*

^{1,2}*Research group in Theoretical Ecology and Synthesis, Universidade Federal de
Goiás, CP 131, 74 001-970, Goiânia, GO, Brasil*

Running title: The metabolic theory and the evolutionary rates

Number of words: 3409

Address for correspondence: *Departamento de Biologia Geral, ICB, Universidade
Federal de Goiás, CP 131, 74 001-970, Goiânia, GO, Brasil.*

Phone number: +55 62 35211480

E-mail adress: fernandacassemiro@gmail.com

22 **Abstract**

23 The mechanisms underlying the latitudinal gradient in species richness remain
24 controversial. In this paper, in the context of metabolic theory of ecology and
25 population genetics, we analyzed how environmental temperature, through its effects on
26 individual metabolic rates, influences speciation rates in New World hylid frogs
27 measured by lineages-through-time plots based on a phylogeny with 92 species and
28 calculated for 20 regions covering the continent. We found a slope of 0.342 for the
29 linear relationship between hylid richness and temperature, thus not supporting the
30 metabolic theory. The speciation and extinction rates for hylid taxa suggest that there is
31 no latitudinal pattern in the evolutionary rates. Although our analyses is not a direct test
32 of niche conservatism model, explaining richness gradients in hylids, it supports one of
33 their main predictions that speciation and extinction rates will not be strongly structured
34 in geographic space. These results indicated that temperature is not the primary
35 determinant of speciation rate for hylid species.

36

37 **Keywords:** macroecology; gradient richness; speciation; extinction; niche conservatism.

38 **Introduction**

39

40 There is ongoing debate in the ecological literature about the mechanisms
41 involved in the origin and maintenance of the geographical patterns in species richness
42 (Rohde, 1992; Rosenzweig, 1995; Gaston, 2000; Whittaker et al., 2007; Willig et al.,
43 2003; Hawkins et al., 2003; Mittelbach et al., 2007). The general increase in species
44 number from the poles to equator is well known for most groups of organisms but,
45 despite two hundreds years of work (Hawkins, 2001), a consensus was not achieved and
46 numerous mechanisms have been proposed to explain the pattern.

47 Under the reasoning that there are strong relationships between current climate and
48 richness at broad spatial scales (e.g., Hawkins et al., 2003), Brown et al. (2004)
49 developed the Metabolic Theory of Ecology (MTE hereafter). In the initial model for
50 richness gradients derived from MTE, Allen et al. (2002) proposed an explicit equation,
51 which shows that temperature affects the individuals metabolic rates and, consequently,
52 influences the species richness patterns, and this relationship have been broadly tested
53 and discussed (Hawkins et al., 2007a, b; Latimer 2007; Gillooly & Allen 2007;
54 O'Connor et al., 2007; del Rio, 2008; Allen & Gillooly, 2009). In a recently revised
55 model, a more complex evolutionary mechanism was added by postulating that
56 temperature and metabolic rates influence the tempo of evolution, by affecting
57 generation times and mutation rates (Allen et al., 2006). Despite discussions about the
58 model fit, it is clear that metabolic theory differs from many of the alternative
59 hypotheses for diversity gradients because it makes fairly precise and testable
60 predictions about the relationship between broad scale patterns of species richness and
61 temperature (Hawkins et al., 2007a).

62 Despite various studies that describe the form of diversity–climate relationships,
63 identification of the underlying causal mechanisms is not easy (Currie et al., 2004;
64 Evans et al., 2005a, b; Mittelbach et al., 2007). One possibility is the evolutionary-rates
65 or climate-speciation hypothesis (Rohde, 1978; 1992; 1999), which proposes that high
66 energy availability increases mutation rates, speeding up molecular evolution and, thus
67 increases speciation rates and species richness. Theoretical and practical difficulties
68 have limited the number of studies that have investigated how rates of molecular
69 evolution and speciation vary with energy availability (Cardillo et al., 2005).
70 Consequently, the extent to which the evolutionary rates mechanism promotes species–
71 energy relationships is still unclear (Evans et al., 2005a) and it is not known whether the
72 rates of speciation and extinction also follow a latitudinal gradient (Weir & Schluter,
73 2007).

74 The new model by Allen et al. (2006) proposed integrating the evolutionary-rates
75 hypothesis with metabolic theory, using population genetics neutral models to predict
76 how temperature influences rates of genetic divergence among populations and rates of
77 speciation. This model predicts that rates of speciation increase towards the tropics and
78 propose that metabolic rates of individuals are the primary determinant of evolutionary
79 rates.

80 Wiens et al. (2006) examined the evolutionary latitudinal diversity gradient for 121
81 hylid species around the world, testing the major predictions of the “tropical
82 conservatism hypothesis”. According to this hypothesis, there are no continuous
83 geographical patterns of diversification rates (speciation or extinction) through a time,
84 due to variable energy inputs, and richness patterns appear instead because of climate
85 change forcing older lineages to occur (to be conserved) in tropical regions, that had
86 more time to diversification (Wiens, 2004; Wiens & Donoghue, 2004; Wiens &

87 Graham, 2005; see also Hawkins et al., 2007c for support). They found that there is a
88 strong relationship between the frog species richness across geographic regions and
89 time when that region was colonized, but no relationship between the latitudinal
90 position of clades and their diversification rates. Indeed, their study illustrated how
91 temperature may limit dispersal of many tropical clades, and how a significant
92 phylogenetic conservatism appears during these radiations.

93 In this paper, we evaluate if evolutionary rates explain the latitudinal gradient of
94 diversity of New World hylid frogs using Allen's et al. (2006) evolutionary approach, in
95 order to compare our results with those previously obtained by Wiens et al. (2006)
96 based on a different approach. We used species-through-time (LTT) curves calculated
97 for distinct geographical regions to estimate diversification components (speciation and
98 extinction) based on a molecular phylogeny for 92 hylid species and analyzed how
99 environmental temperature is associated with these rates.

100

101 **Materials and methods**

102

103 We used a grid of 2391 cells with, 1° x 1° of latitude and longitude covering the New
104 World to obtain the geographical patterns in species richness for 92 hylids species,
105 following the classification of Amphibiaweb (2008) for generic-level taxonomy. The
106 species distribution dataset (i.e., extents of occurrence) was obtained from Global
107 Amphibian Assessment (GAA - see IUCN et al., 2006), available at
108 <http://www.natureserve.org>, which is a highlighted organization, with a trusted source
109 for information about various species groups. The amphibian data set available at
110 Natureserve was used by researchers around the world and published in highly regarded
111 journals (e.g. Pounds et al., 2005). Besides, hylid frogs are an excellent to test the

112 temperature effects on evolutionary rates, because they have been the recent subject of
113 intensive phylogenetic study and systematic revision (e.g., Faivovich et al., 2005; Smith
114 et al., 2005; Wiens et al., 2005), because updated range maps are available for all
115 species (GAA), and because the hylid fauna at the interface between temperate and
116 tropical regions in the Northern Hemisphere has been especially well studied
117 (Duellman, 2001).

118 Data in the 2391 cells were used to divide the hylid assemblages in 20 regions
119 (Table 1) across the New World, thus minimizing the spatial autocorrelation effect and
120 allowing a more robust test of the temperature effects on evolutionary rates (see below).
121 To delineate these regions we employed *K*-means cluster analysis (Legendre &
122 Legendre, 1998; Heikinheimo et al., 2007; 2009) using the presence-absence matrix of
123 92 hylid species that occur in cells in the map. The *K*-means clustering method is based
124 on a simple iterative process. The method is initialized using a random assignment of
125 cluster centers. The first step of the procedure is to take each point in the data set and
126 associate it with the nearest cluster center in terms of Euclidean distance. The second
127 step is to recalculate each cluster center by assigning it to the mean of the data points
128 associated with it. By repeating these two stages the cluster centers change their location
129 step by step and after a sufficient number of iterations converge to a locally optimal
130 position in the data space. The final clustering is obtained by associating each data point
131 with the nearest converged cluster center.

132 The choice of the 20 regions (clusters) was based on statistic of the total error
133 sum of squares (TESS), that is, we performed the analysis choosing different number of
134 clusters until to stabilize and minimize the TESS. Because we want here to use the data
135 from each cluster to test MTE, we also want a relatively large number of clusters (i.e.,
136 are not focused on achieving a smallest number of clusters to facilitate the

137 interpretation). Although it seems arbitrary, there is not a consensus about the choice of
138 the number of clusters, and the choice of the partition of clusters using this statistic
139 TESS is one of the most common (Legendre & Legendre, 1998). We then calculated
140 the richness pool of the hylid species by summing species occurring in each region,
141 which also was used in all analyses.

142 The main problem of calculating lineage-through-time (LTT) plots for spatial
143 units (cells, regions or biomes, of even broader units such as continents) is that it is
144 impossible to decouple speciation and extinction from immigration and emigration.
145 Although this problem occurs at all scales, it is expected that the problems are smaller
146 when using broader regions, as established by K-means clustering, rather than cells.
147 This approach allows us to understand the geographical relationship between species
148 richness and evolutionary rates. Thus, we are studying the species richness patterns and
149 evolutionary rates using geographical regions as unit of analysis, which contrasts with
150 Wiens et al. (2006) approach, who focuses on evolutionary rates of hylid clades (and
151 only “a posteriori” evaluates spatial patterns in the relationship, by correlating rates with
152 clade latitudinal centroids).

153 To analyze the relationship between temperature and species pool richness (total
154 species richness per region), we followed recent work on MTE (Allen et al., 2002;
155 Brown et al., 2004; Hawkins et al., 2007*a, b*). According to the original version of the
156 model, the natural logarithm of species richness (S) of ectotherms has a linear
157 relationship with inverse of temperature (T). More specifically, the model predicts that
158 when temperature is scaled to $1/kT$, where T is temperature in Kelvin and k is
159 Boltzmann’s constant (8.62×10^{-5} eV), the slope for the regression of $\ln(S)$ against $1/kT$
160 should fall between -0.6 and -0.7 (Brown et al., 2004; see also Evans & Gaston, 2005,
161 for definitions). We obtained the average temperature map from

162 www.sage.wisc.edu/atlas, at 0.5° resolution (New et al., 1999), and upscaled them to the
163 1° grid cells, which were used to calculate the mean temperature for each region.

164 To test the new model proposed by Allen et al. (2006), we used Wiens et al.
165 (2006) hyliid phylogeny to estimate extinction and speciation rates, following the
166 lineage-through-time (LTT) approach (Harvey et al., 1994; Nee et al., 1994; Ricklefs,
167 2006) applied to the hyliid assemblages within 20 regions. This allows mapping the
168 diversification components (speciation and extinction) and relate them to temperature.

169 To obtain these rates, we first tallied the phylogeny at each 5-Myr time interval
170 and counted the number of lineages at each time slice. The LTT curve is then
171 constructed retrospectively from phylogenetic trees by counting the number of ancestral
172 lineages back through time (Nee et al., 1992; Nee et al., 1994, Baldwin & Sanderson,
173 1998).

174 In detail, the LTT approach constructs a curve through a plot, where the y axis is
175 the time (Mya) and the x axis, the number of species (lineages) in that time. According
176 to Ricklefs (2006), the extinct lineages in the LTT analysis are not perceived, and the
177 relationship between ancestral lineages (N_A) and time differs from the relationship
178 between lineage number (N) and clade age (t). Thus, the total number of lineages can be
179 described in the following way:

$$180 \quad N(t) = \frac{\lambda e^{(\lambda-\mu)t} - \mu}{\lambda - \mu}$$

181 where, N is lineage number, t is clade age, λ is speciation rate, and μ is extinction rate.

182 Due to extinct lineages are pruning from a phylogeny of age T (the present), the
183 number of lineages ancestral to extant species (N_A) increases as $N_A = N(T)/N(T - t)$.

$$184 \quad N_A(t) = \frac{\lambda e^{(\lambda-\mu)T} - \mu}{\lambda e^{(\lambda-\mu)(T-t)} - \mu}$$

185 When t is small, $N_A(t)$ increases exponentially as $\ln N_A \sim (\lambda - \mu)t$. In the direction
186 of present, the slope of $\ln N_A$ comes near the speciation rate λ . Thus, the initial slope of
187 $\ln N_A$ with respect to time estimates $(\lambda - \mu)$. As t approaches T , the slope comes near λ
188 because recently formed lineages have progressively less time to suffer extinction.
189 Some studies showed (Harvey *et al.*, 1994; Ricklefs, 2006) that the difference (a)
190 between the linear portions $\ln N(t)$ and $\ln N_A(t)$ curves is equal to $-\ln[(\lambda - \mu)/\lambda]$, and this
191 expression can be rearranged of this way: $\lambda = (\lambda - \mu)/\exp(-a)$. Thus, knowing $\lambda -$
192 μ and a , one can estimate λ and, by subtraction, μ . Thus, one can estimate a by
193 extrapolating the linear part of the realized LTT plot to the present (time T) and
194 subtracting the extrapolated number of species from the actual number of species
195 (Ricklefs, 2006).

196 According to Allen et al. (2006), the speciation rate per capita for a
197 “metacommunity” of individuals under species-extinction dynamics (Hubbell, 2001),
198 given by v (*species.individual⁻¹.sec⁻¹*), should scale inversely with the time to
199 speciation, t_s , and should increase exponentially with temperature in the same way as
200 individual metabolic rates, \bar{B} ,

$$201 \quad v = v_0 e^{-E/kT} \propto (1/t_s) \propto \bar{B}$$

202 where v_0 is the speciation rates per individual per unit time (*species.individual⁻¹.sec⁻¹*)
203 and E is the average activation energy of the respiratory complex ($\approx 0.65eV$; $1eV =$
204 $1.602 \times 10^{-19}J$). Thus, to evaluate if the speciation rates in hylid frogs increase
205 exponentially with temperature across our 20 regions covering the New World, we
206 performed an ordinary least square regression (OLS) with temperature as the
207 explanatory variable and estimated speciation rates from LTT curves as the response
208 variable.

209 Spatial analyses were performed in SAM (Spatial Analysis in Macroecology;
210 Rangel et al., 2006), freely available at www.ecoevol.ufg.br.

211

212

213 **Results**

214

215 The West and East of the U.S., the East of Brazil, the Andean region and North of South
216 America, are the regions that show the highest species richness pool (Fig. 1A). The
217 relationship between species richness and temperature expressed by $1/kT$ is positive,
218 with a slope of 0.417 (Fig. 2). The temperature ($1/kT$) explained 68.5% of the variation
219 in the logarithm of species richness ($P < 0,001$). Although the temperature shows a
220 considerable explanation power, the slope value is far from predicted by metabolic
221 theory (Allen *et al.*, 2002). These results show that hylid richness increases with the
222 temperature decrease, following a different pattern from proposed by MTE. Thus, there
223 is no relationship between richness and temperature and, consequently, ecological MTE
224 model does not apply.

225

(FIGURES 1, 2)

226 The slope of LTT plots indicate the overall diversification rate of the group and
227 do not show clear geographical gradients following richness, with diversification peaks
228 in the West coast of U.S. and in the Amazonian region (Fig. 1). Decoupling these
229 diversification rates into speciation and extinction components, it is possible to see as
230 speciation as extinction rates are a bit higher in the U.S. and in the Amazonian region
231 (corroborating the lack of linear latitudinal gradients) (Fig. 1C, D). These estimates are
232 not correlated with $1/kT$ (for speciation rates $r^2 = 0.006$, $b = 0.062$, $P = 0.734$, (Fig. 3A,
233 B); and for extinction $r^2 = 0.006$, $b = 0.061$, $P = 0.744$).

234

(FIGURE 3)

235

236 **Discussion**

237

238 The hylids does not show a clear species richness pattern, with high species number as
239 in the temperate as in the tropical regions, overall, the largest regions (selected by *K*-
240 means) with high species richness were those located in the U.S. When it considers
241 regions instead of cells in the map, the species number in the specific area is
242 extrapolated to whole region. This can explain the significant hylid richness in the U.S.
243 On the other side, in the temperate regions are found many hylid basal clades (Smith,
244 2005) and, consequently, this should have contributed to high richness in these regions.

245 We found no support for the central model of metabolic theory (see Allen et al.,
246 2002; Brown et al., 2004). Although the correlation between temperature ($1/kT$) and
247 species richness had been considerably strong and statistically significant, the slope of
248 this relationship was positive (i.e. a negative correlation between temperature and
249 richness), showing slope value very different from predicted by MTE. According to
250 Hawkins et al. (2007a, b) temperature is not a good predictor to species richness in low
251 latitudes, where there is a great amount of energy, while in higher latitudes, energy
252 (with temperature being its variable more expressive) is more important driver of
253 diversity (Whittaker et al., 2007; Hawkins et al., 2003). Hawkins et al. (2007a, b) also
254 did not find support of MTE using a large number of independent datasets, but
255 Cassemiro et al. (2007) found that with New World amphibians (including hylids), the
256 relationship between richness and temperature is weaker at lower latitudes (see also
257 Algar et al., 2007), while in higher latitudes the data showed a reasonable fit to MTE.
258 This may help discussing the generality of MTE by establishing in which geographical
259 domains Allen et al. (2002) model correctly predicts richness patterns.

260 Despite the considerable discussion about the validity and consistency of the
261 underlying assumptions of metabolic theory (see Dodds et al., 2001; Cyr and Walker,
262 2004; Kozłowski & Konarzewski, 2004; Meinzer et al., 2005; Clarke, 2006; Muller-
263 Landau et al., 2006; and more recently, Algar et al., 2007; Allen & Savage, 2007; Allen
264 & Gilloly, 2007; Hawkins et al., 2007 a, b; Oconnor et al., 2007; Castro & Gaedke,
265 2008; del Rio, 2008; Stegen et al., 2009), Allen et al. (2006) proposed a new model
266 based on a population genetics model, in an attempt to provide an evolutionary basis for
267 MTE. This new model was tested here and we found that speciation rates do not show a
268 defined pattern, and the model based on temperature cannot explain these rates.

269 Allen et al. (2006), testing the temperature influence on speciation rates in
270 Foraminifera, reported that speciation rates are higher in the tropics than in temperate
271 zones, and were significantly correlated with average ocean temperatures. In our
272 analyses, however, none of the evolutionary rates estimated using LTT curves was
273 related to temperature and thus do not show consistent geographical patterns. Thus,
274 these results did not suggest a strong effect of temperature-dependent changes in the
275 speciation rate in hylids, making it unlikely that metabolic rates are not primary
276 determinant of speciation rates for these frogs. Indeed, Wiens et al. (2006) examined
277 ranid frogs and also found no support for hypotheses that ascribe higher speciation rates
278 to temperature-driven metabolic processes or to more intense co-evolutionary
279 relationships (e.g., Schemske, 2002).

280 Also, it is important to realize that, temperature may be not the only
281 environmental variable that can generate geographical variation in speciation rates (see
282 Stegen et al., 2009). Several studies have shown that multiple ecological and historical
283 mechanisms contribute to latitudinal diversity gradient (Urbina-Cardona & Loyola,
284 2008; Hawkins et al., 2007a, b; Whittaker et al., 2007; Currie et al., 2004; Hawkins et

285 al., 2003; Ricklefs et al., 1999). Thus, it is likely that speciation is also driven by
286 multiple factors, and not only temperature. Evans & Gaston (2005), found that
287 environmental energy availability, temperature and UV radiation correlated positively
288 with evolutionary rates of flowering plants, as predicted by the evolutionary-rates
289 hypothesis. Clearly, additional data from more species and a broader range of taxa, are
290 required before the general nature of relationships between evolutionary rates and
291 energy availability can be discerned.

292 Also, high temperatures favor smaller-bodied species(Ollala-Tárraga &
293 Rodríguez, 2007) that, while having lower total energy expenditure than larger species,
294 have higher metabolic rates per gram of body mass (McNab, 2002). Thus, our results
295 could be more refined if we had considered the hylids' body size, which can vary
296 considerably (Amphibiaweb, 2008). It is possible that evolutionary rates in hylids
297 species are also influenced by body size.

298 The extinction rates do not show a conspicuous pattern, they are high both at
299 mid-temperate and tropical latitudes. The high extinction rates in hylids at higher
300 latitudes is thought to be a consequence of greater climatic variability in temperate
301 regions (Wiens, 2007; Mittelbach et al., 2007; Brown & Lomolino, 1998; Willig et al.,
302 2003). The climatic instability of temperate regions may be important at both long (e.g.
303 glaciation) and/or short (e.g., seasonal variability) temporal scales, and may be also
304 associated to a niche conservatism, as suggested by Wiens et al. (2006). The limited
305 geographic extent of temperate regions before Cenozoic expansion may have
306 contributed to high extinction rates as well. On the other hand, the high extinction rates
307 in lower latitudes (tropical regions) may be explained by geological change in these
308 regions, like the alteration in the Amazon river's course in the early Miocene (Costa et

309 al., 2001), the rise of the Andes (Garzzone et al., 2008) and the change from arid to
310 tropical climate during the Pleistocene (Bush & Silman, 2004).

311 Speciation rates, on the other hand, are high at temperate regions, probably
312 because many of the 614 basal clades of anurans are primarily temperate (Wiens, 2007).
313 Indeed, Smith et al. (2005) observed a tendency for some hylid clades to show high
314 species richness at mid-temperate latitudes in Europe, Asia, and North America.
315 Therefore, the temperate regions could have be the cradle for some hylid clades, which
316 probably dispersed to other regions. Conversely, in the tropical regions (more extensive
317 until recently: ~30–40 million years ago than temperate regions) the hylids had more
318 space and time for species richness to accumulate, which also could explain the higher
319 hylid richness in the tropics, corroborating in somewhat the niche conservatism
320 hypothesis (Wiens & Donoghue, 2004).

321 The speciation and extinction rates for hylids suggest that there is no latitudinal
322 pattern in the evolutionary rates, and reveal the difficulty in understanding what
323 processes drive the evolutionary rates in hylid species. The high speciation and
324 extinction rates could be due to or low extinction rates and high immigration or high
325 extinction rates and low immigration, respectively. Although our analyses is not a direct
326 test of Wiens & Donoghue's (2004) niche conservatism model, explaining richness
327 gradients in hylids, it supports one of their main predictions that speciation and
328 extinction rates will not be strongly structured in geographic space. However, this
329 expectation also appear under a purely climate model, as recently proposed by Algar et
330 al. (2009), to explain patterns in hylids and thus further investigations may be necessary
331 to clarify the relative roles of historical and contemporaneous factors driving species
332 richness patterns in this group.

333 In summary, the evidence that temperature is correlated with evolutionary rates
334 of hylids was weak and inconsistent in contrast to the prediction of Allen et al. (2006).
335 The question of what determines speciation and extinction rates is key for evolutionary
336 biologists, but multiple mechanisms probably drive the diversity latitudinal gradient
337 triggering richness patterns. Indeed, many organismal characteristics may influence
338 speciation rates, including body size, reproductive mode, degree of specialization,
339 intensity of mate and migration rate (Coyne & Orr, 2004). Therefore, a simple model
340 which uses only one variable to explain the speciation rates of species at the
341 macroevolution scale will not fit the complex patterns found in nature.

342

343 **Aknowledgments**

344 We thank Thiago F. Rangel, Bradford Hawkins, Paulo De Marco Jr., and an anonymous
345 referee for useful comments. Work by F.A.S.C. is supported by CAPES doctoral
346 fellowship, whereas J.A.F.D.-F. has been continuously supported by several CNPq and
347 FUNAPE/UFG grants.

348

349 **References**

350

- 351 Algar, A. C., Kerr, J.T., & Currie, D. J. (2007). A test of metabolic theory as the
352 mechanism underlying broad-scale species-richness gradients. *Global Ecology and*
353 *Biogeography*, *16*, 170-178.
- 354 Algar, A.C., Kerr, J. T., & Currie, D. J. (2009). Evolutionary constraints on regional
355 faunas: whom, but not how many. *Ecology Letters*, *12*, 57–65.
- 356 Allen, A. P., Brown, J. H., & Gyllooly, J. F. (2002). Global biodiversity, biochemical
357 kinetics and the energetic equivalence rule. *Science*, *297*, 1545-1548.

358 Allen, A. P., Gillooly, J. F., Savage, V. M., & Brown, J. H. (2006). Kinetic effects of
359 temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the*
360 *National Academy of Science*, *103*, 9130-9135.

361 Allen, A. P., Gillooly, J. F. (2007). The mechanistic basis of the metabolic theory of
362 ecology. *Oikos*, *116*, 1073-1077.

363 Allen, A. P., & Savage, V. M. (2007). Setting the absolute tempo of biodiversity
364 dynamic. *Ecology Letters*, *10*, 637-646.

365 Allen, A. P., & Gillooly, J. F. (2009). Towards an integration of ecological
366 stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient
367 cycling. *Ecology Letters*, *12*, 369-384.

368 AmphibiaWeb: *Information on amphibian biology and conservation*. [web application].
369 (2008). Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available: <http://amphibiaweb.org/>.

370 Baldwin, B. G., & Sanderson, M. J. (1998). Age and rate of diversification of the
371 Hawaiian silversword alliance (Compositae). *Proceedings of the National Academy*
372 *of Science*, *95*, 9402-9406.

373 Brown, J. H., & Lomolino, M. V. (1998). *Biogeography*. Sunderland: Sinauer
374 Associates.

375 Brown, J. L., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward
376 a metabolic theory of Ecology. *Ecology*, *85*, 1771-1789.

377 Bush, M. B. & Silman, M. R. (2004). Observations on Late Pleistocene cooling and
378 precipitation in the lowland Neotropics. *Journal of the Quaternary Science* *19*:677-
379 684.

380 Cardillo, M., Orme, D., & Owens, I. P. F. (2005). Testing for latitudinal bias in rates of
381 species diversification: an example using New World birds. *Ecology*, *86*, 2278-
382 2287.

383 Casemiro, F. A. S., Barreto, B. S., Rangel, T. F. L. V. B., & Diniz-Filho, J. A. F.
384 (2007). Non-stationarity, diversity gradients and the metabolic theory of ecology.
385 *Global Ecology and Biogeography*, *16*, 820-822.

386 Castro, F., & Gaedke, U. (2008). The metabolism of lake plankton does not support the
387 metabolic theory of ecology. *Oikos*, *117*, 1218-226.

388 Clarke, A. (2006). Temperature and the metabolic theory of ecology. *Functional*
389 *Ecology*, *20*, 405-412.

390 Costa, J. B. S., Bemerguy, R. L., Hasui, Y., & Borges, M. S. (2001). Tectonics and
391 paleogeography along the Amazon river. *Journal of South American Earth Sciences*,
392 *14*, 4335-347

393 Coyne, J. A., & Orr, H. A. (2004). *Speciation*. Massachussets: Sinauer Associates

394 Currie, D. J., Mittelbach, G. G., Cornell, H.V., Field, R., Guegan, J. F., Hawkins, B. A.,
395 Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Oberdorff, T., O'Brien, E., Turner, J. R. G. (2004).
396 Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in
397 taxonomic richness. *Ecology Letters*, *7*, 1121-1134.

398 Cyr, H., & Walker, S. C. (2004). An illusion of mechanistic understanding. *Ecology*, *85*,
399 1802-1804.

400 del Rio, C. M. (2008). Metabolic theory or metabolic models? *Trends in Ecology and*
401 *Evolution*, *23*, 256-260.

402 Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L. M., & Hawkins, B. A. (2003). Spatial autocorrelation and
403 red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, *12*, 53-64.

404 Dodds, P. S. S., Rothman, D. H., & Weitz, J. S. (2001). Re-examination of the “3/4
405 law” of metabolism. *Journal of Theoretical Ecology*, *209*, 1-14.

406 Dormann, C. F., McPherson, J. M., Araújo, M. B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G.,
407 Davies, R. G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-

408 Neto, P. R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F. M., & Wilson, R. (2007).
409 Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species
410 distributional data: a review *Ecography*, 30, 609-628.

411 Duellman, W. E. (2001). Hylid frogs of Middle America. 2nd ed. Society for
412 the Study of Amphibians and Reptiles, Lawrence, KS.

413 Dutilleul, P. (1993). Modifying the t-test for assessing the correlation between 2 spatial
414 processes. *Biometrics*, 49, 105-314.

415 Evans, K.L., & Gaston, K. J. (2005). People, energy and avian species richness. *Global*
416 *Ecology and Biogeography*, 14, 187-196.

417 Evans, K. L., Warren, P. H., & Gaston, K. J. (2005a). Species-energy relationships at
418 the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews* 80, 1-
419 25.

420 Evans, K. L, Greenwood, J. J. D., & Gaston, K. J. (2005b). Dissecting the species-
421 energy relationship. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*,
422 272, 2155-2163.

423 Faivovich, J., Haddad, C. F. B., Garcia, P. C. A., Frost, D. R., Campbell, J. A., &
424 Wheeler, W. C. (2005). Systematic review of the frog family Hylidae, with special
425 reference to Hyliinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the*
426 *American Museum of Natural History*, 294, 1–240.

427 Garzzone, C. N., Hoke, G. D., Libarkin, J. C., Withers, S., MacFadden, B. J., Eiler, J.
428 M., Ghosh, P., Mulch, A. (2008). Rise of the Andes. *Science*, 320, 1304-1307.

429 Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220-227.

430 Gillooly, J. F., & Allen, A. P. (2007). Linking global patterns in biodiversity to
431 evolutionary dynamics using metabolic theory. *Ecology*, 88, 1890-1894.

432 Harvey, P. H., May, R. M., & Nee, S. (1994). Phylogenies without fossils. *Evolution*,
433 48, 523-29.

434 Hawkins, B. A., Albuquerque, F. S., Araújo, M. B., Beck, J., Bini, L. M., Sañudo, F. J.,
435 Castro-Parga, I., Diniz-Filho, J. A. F., Ferrer-Castán, D., Field, R., Gómez, J. F.,
436 Hortal, J., Kerr, J. T., Kitching, J. F., León-Cortés, J. L., Lobo, J. M. D., Montoya,
437 D., Moreno, J. C., Olalla-Tárraga, M. Á., Pausas, J. G., Qian, H., Rahbek, C.,
438 Rodríguez, M. Á., Sanders, N. J., & Williams, P. (2007a). A global evaluation of
439 metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients.
440 *Ecology*, 88, 1877-1888.

441 Hawkins, B. A., Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L. M., Araújo, M. B., Field, R., Hortal, J.,
442 Kerr, J. T., Rahbek, C., Rodríguez, M. Á., & Sanders, N. (2007b). Metabolic theory
443 and diversity gradients: where do we do from here? *Ecology*, 88, 1895-1898.

444 Hawkins, B. A., Diniz-Filho, J. A. F., Jaramillo, C. A., & Soeller SA. (2007c). Climate,
445 niche conservatism, and the global bird diversity gradient. *American Naturalist*,
446 170, s16-s27.

447 Hawkins, B. A., Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L. M., De Marco Jr, P., & Blackburn, T. M.
448 (2007d). Red herrings revisited: spatial autocorrelation and parameter estimation in
449 geographical ecology. *Ecography*, 30, 375-384.

450 Hawkins, B. A., & Diniz-Filho, J. A. F. (2004). 'Latitude' and geographic patterns.
451 *Ecography*, 27, 268-272.

452 Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guegan, J. F., Kaufman, D. M.,
453 Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Obendorff, T., O'Brien, E. M., Porter, E. E., & Turner,
454 J. R. G. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species
455 richness. *Ecology*, 84, 3105-3117.

456 Hawkins, B. A. (2001). Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology and Evolution* 16,
457 470.

458 Heikinheimo, H., Fortelius, M., Eronen, J., & Mannila, H. (2007). Biogeography of
459 European land mammals shows environmentally distinct and spatially coherent
460 clusters. *Journal of Biogeography*, 34, 1053-1064.

461 Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. New
462 Jersey: Princeton University Press.

463 IUCN, Conservation International, and NatureServe. (2006). *Global Amphibian*
464 *Assessment*. <www.globalamphibians.org>.

465 Kozłowski, J., & Konarzewski, M. (2004). Is West, Brown and Enquist's model of
466 allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? *Functional*
467 *Ecology*, 18, 283-289.

468 Latimer, A. M. (2007). Geography and resource limitation complicate metabolism-
469 based predictions of species richness. *Ecology*, 88, 895–1898.

470 Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74,
471 1659-1673.

472 McNab, B. K. (2002). Minimizing energy expenditure facilitates vertebrate persistence
473 on oceanic islands. *Ecology Letters*, 5, 693-704.

474 Meinzer, F. C., Bond, B. J., Warren, J. M., & Woodruff, D. R. (2005). Does water
475 transport scale universally with tree size? *Functional Ecology*, 19, 558-565.

476 Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush,
477 M. B, Harrison, S. P., Hurlbert, A. H., Knowlton, N., Lessios, H. A., McCain, C.
478 M., McCune, A. R., McDade, L. A., McPeck, M. A., Near, T. J., Price, T.
479 D., Ricklefs, R. E., Roy, K., Sax, D. F., Schluter, D., Sobel, J. M., & Turelli, M.

480 (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and
481 biogeography. *Ecology Letters*, *10*, 315-331.

482 Muller-Landau, H. C., Condit, R. S., Chave, J., Thomas, S. C., Bohlman, S.
483 A., Bunyavejchewin, S., Davies, S., Foster, R., Gunatilleke, S., Gunatilleke,
484 N., Harms, K. E., Hart, T., Hubbell, S. P., Itoh, A., Kassim, A. R., LaFrankie, J.
485 V., Lee, H. S., Losos, E., Makana, J. R., Ohkubo, T., Sukumar, R., Sun, I.
486 F., Supardi, N. M. N., Tan, S., Thompson, J., Valencia, R., Munoz, G. V., Wills,
487 C., Yamakura, T., Chuyong, G., Dattaraja, H. S., Esufali, S., Hall, P., Hernandez,
488 C., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Suresh, H. S., Thomas, D., Vallejo, M. I., &
489 Ashton, P. (2006). Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree
490 size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters*, *9*, 575-588.

491 Nee, S., Mooers, A. O., Harvey, P. H. (1992). Tempo and mode of evolution revealed
492 from molecular phylogenies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *89*,
493 8322-8326.

494 Nee, S., May, R. M., & Harvey, P. H. (1994). The reconstructed evolutionary process.
495 *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences*, *344*, 305-311.

496 New, M. G., Hulme, M., & Jones, P. D. (1999). Representing 20th century space-time
497 climate variability. I: Development of a 1961-1990 mean monthly terrestrial
498 climatology. *Journal of Climate*, *12*, 829-856.

499 O'Connor, M. P., Kemp, S. J., Agosta, S. J., Hansen, F., Sieg, A. E., Wallace, B. P.,
500 McNair, J. N., & Dunham, A. E. (2007). Reconsidering the mechanistic basis of the
501 metabolic theory of ecology. *Oikos*, *116*, 1058-1072.

502 Ollala-Tárraga, M. Á., & Rodríguez, Á. (2007). Energy and interspecific body size
503 patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow

504 Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 606-
505 617.

506 Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L.,
507 Foster, P. N., La Marca, E., Masters, K. L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R.,
508 Ron, S. R., Sanchez-Azofeifa, G. A., Still, C. J., & Young, B. E. (2006). Widespread
509 amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*,
510 439, 161–167.

511 Rangel, T. F. L. B., Diniz-Filho, J. A. F., & Bini, L.M. (2006). Towards an integrated
512 computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global
513 Ecology and Biogeography*, 15, 321-327.

514 Ricklefs, R. E. (2006). The unified neutral theory of biodiversity: do the numbers add
515 up? *Ecology*, 87, 1424-1431.

516 Ricklefs, R. E., Latham, R. E., & Qian, H. (1999). Global patterns of tree species
517 richness in moist forests: distinguishing ecological influences and historical
518 contingency. *Oikos*, 86, 369-373.

519 Rohde, K. (1999). Latitudinal gradients in species diversity and Rapoport's rule
520 revisited: a review of recent work and what can parasites teach us about the causes
521 of the gradients? *Ecography*, 22, 593-613.

522 Rohde, K. (1992). Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary
523 cause. *Oikos*, 65, 514-527.

524 Rohde, K. (1978). Latitudinal differences in host-specificity of marine Monogenea and
525 digenea. *Marine Biology*, 47, 125-134.

526 Rohde, K. (1992). Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary
527 cause. *Oikos*, 65, 514-527.

528 Rosenzweig, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge
529 University Press.

530 Schemske, D. (2002). *Tropical diversity: patterns and processes*. In Chazdon, R. and
531 Whitmore, T. (Eds.): *Ecological and Evolutionary Perspectives on the Origins of*
532 *Tropical Diversity: Key Papers and Commentaries*. Chicago: University of Chicago
533 Press.

534 Smith, S. A., Stephens, P. R. & Wiens, J. J. (2005). Replicate patterns of species
535 richness, historical biogeography, and phylogeny in Holarctic treefrogs. *Evolution*,
536 59, 2433–2450.

537 Stegen, J. C., Enquist, B. J., & Ferriere, R. (2009). Advancing the metabolic theory of
538 biodiversity. *Ecology Letters*, 12, 1001–1015

539 Urbina-Cardona, J. L., & Loyola, R. D. (2008). Applying niche-based models to predict
540 endangered-hyloid potential distributions: are neotropical protected areas effective
541 enough? *Tropical Conservation Science*, 1, 417-445.

542 Weir, J. T., & Schluter, D. (2007). The latitudinal gradient in recent speciation and
543 extinction rates of birds and mammals. *Science*, 315, 1574-1576.

544 Whittaker, R. J., Nogués-Bravo, D., & Araújo, M. B. (2007). Geographical gradients of
545 species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins *et al.* (2003)
546 using European data for five taxa. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 76-89.

547 Wiens, J. J. (2007). Global patterns of species richness and diversification in
548 amphibians. *American Naturalist*, 170, S86-S106.

549 Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism
550 and the origin of species. *Evolution*, 58, 193-197.

551 Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species
552 richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 639-644.

553 Wiens, J. J., Graham, C. H., Moen, D. S., Smith, S. A., & Reeder, T. W. (2006).
554 Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid
555 frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *American*
556 *Naturalist*, *168*, 579-596.

557 Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution,
558 ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and*
559 *Systematic*, *36*, 519-539.

560 Wiens, J. J., Fetzner, J. W. Parkinson, C. L., & Reeder, T. W. (2005). Hylid frog
561 phylogeny and sampling strategies for speciose clades. *Systematic Biology*, *54*, 719–
562 748.

563 Willig, M. R., Kaufman, D. M., & Stevens, R. D. (2003). Latitudinal gradients of
564 biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Reviews in Ecology,*
565 *Evolution and Systematic*, *34*, 273-309.

566

567 **Table 1.** Temperature (1/kT), hylid richness and speciation and extinction rates for 20
 568 regions in the New World. (N = number of cells in each region).

| Regions | N | Temperature | Richness | Speciation | Extinction |
|---------|-----|-------------|----------|------------|------------|
| 1 | 45 | 39.06 | 16 | 0.278 | 0.236 |
| 2 | 894 | 41.17 | 32 | 0.989 | 0.939 |
| 3 | 5 | 39.15 | 13 | 0.053 | 0.007 |
| 4 | 27 | 39.38 | 8 | 0.296 | 0.260 |
| 5 | 154 | 40.12 | 10 | 3.707 | 3.666 |
| 6 | 31 | 39.15 | 8 | 0.252 | 0.225 |
| 7 | 6 | 39.09 | 15 | 0.104 | 0.065 |
| 8 | 277 | 39.19 | 14 | 1.603 | 1.570 |
| 9 | 13 | 39.30 | 15 | 0.145 | 0.107 |
| 10 | 24 | 39.05 | 8 | 0.180 | 0.157 |
| 11 | 8 | 39.66 | 14 | 0.098 | 0.057 |
| 12 | 7 | 39.82 | 11 | 0.098 | 0.067 |
| 13 | 138 | 40.42 | 10 | 0.416 | 0.381 |
| 14 | 270 | 38.97 | 11 | 1.437 | 1.415 |
| 15 | 76 | 38.86 | 13 | 0.936 | 0.904 |
| 16 | 75 | 39.64 | 12 | 0.631 | 0.600 |
| 17 | 15 | 39.50 | 15 | 0.164 | 0.125 |
| 18 | 95 | 39.30 | 14 | 0.827 | 0.792 |
| 19 | 224 | 38.83 | 13 | 2.979 | 2.950 |
| 20 | 7 | 39.31 | 9 | 0.083 | 0.050 |

569 **Figure legends**

570

571 **Fig 1.** (A) Spatial pattern of Hylids richness in the New World. (B) Spatial pattern of
572 slope of the LTT curve (relationship between number of lineages and time). (C) Spatial
573 pattern of speciation rates (Species'First Occurrence Ma^{-1}) and (D) Extinction rates
574 (Species Ma^{-1}).

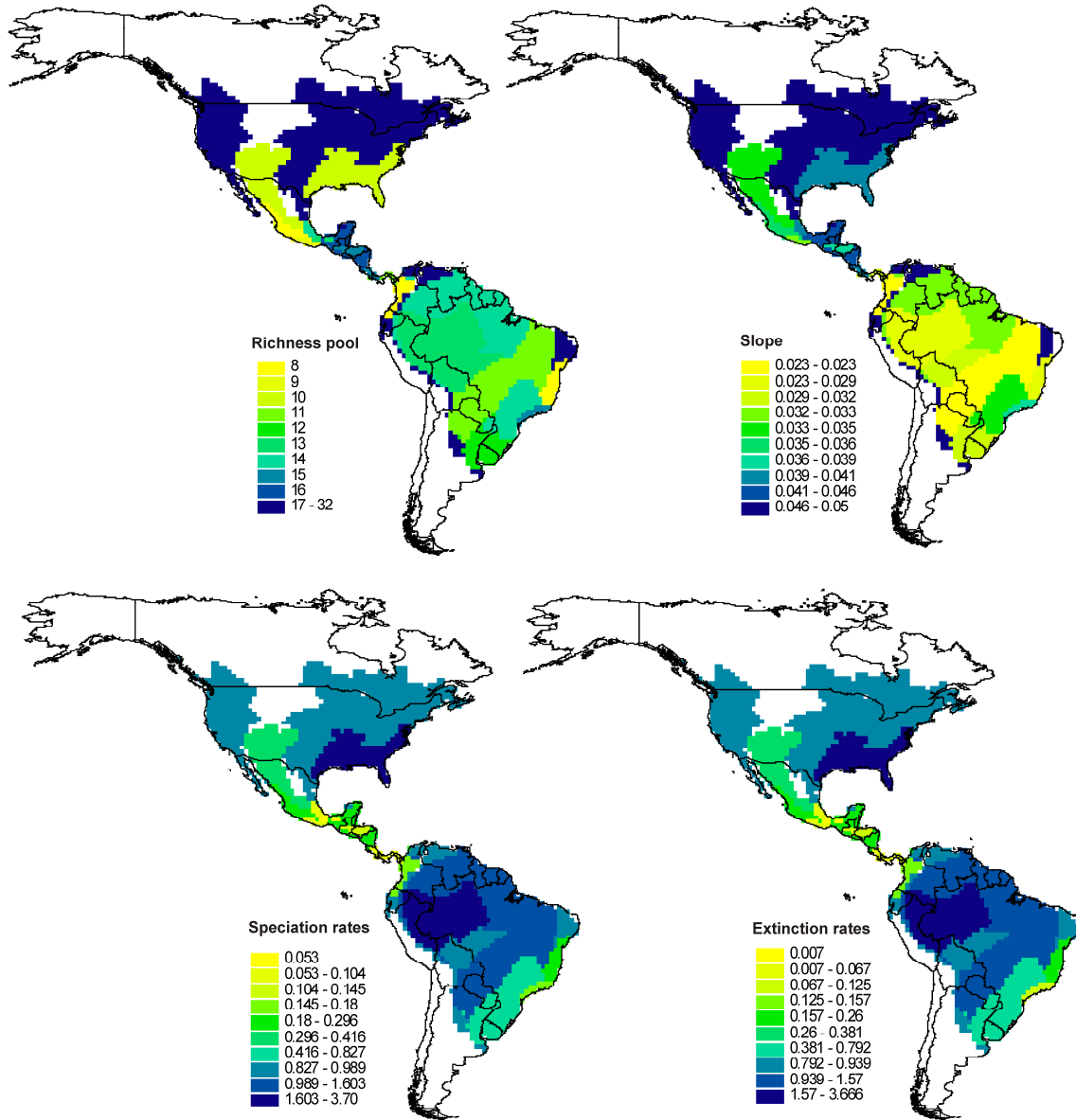
575

576 **Fig. 2.** Relationship between ln-transformed species richness of hylids and temperature
577 for 20 regions covering the western hemisphere. Temperature is expressed as $1/kT$,
578 where k is Boltzmann's constant and T is average annual temperature in Kelvin.

579

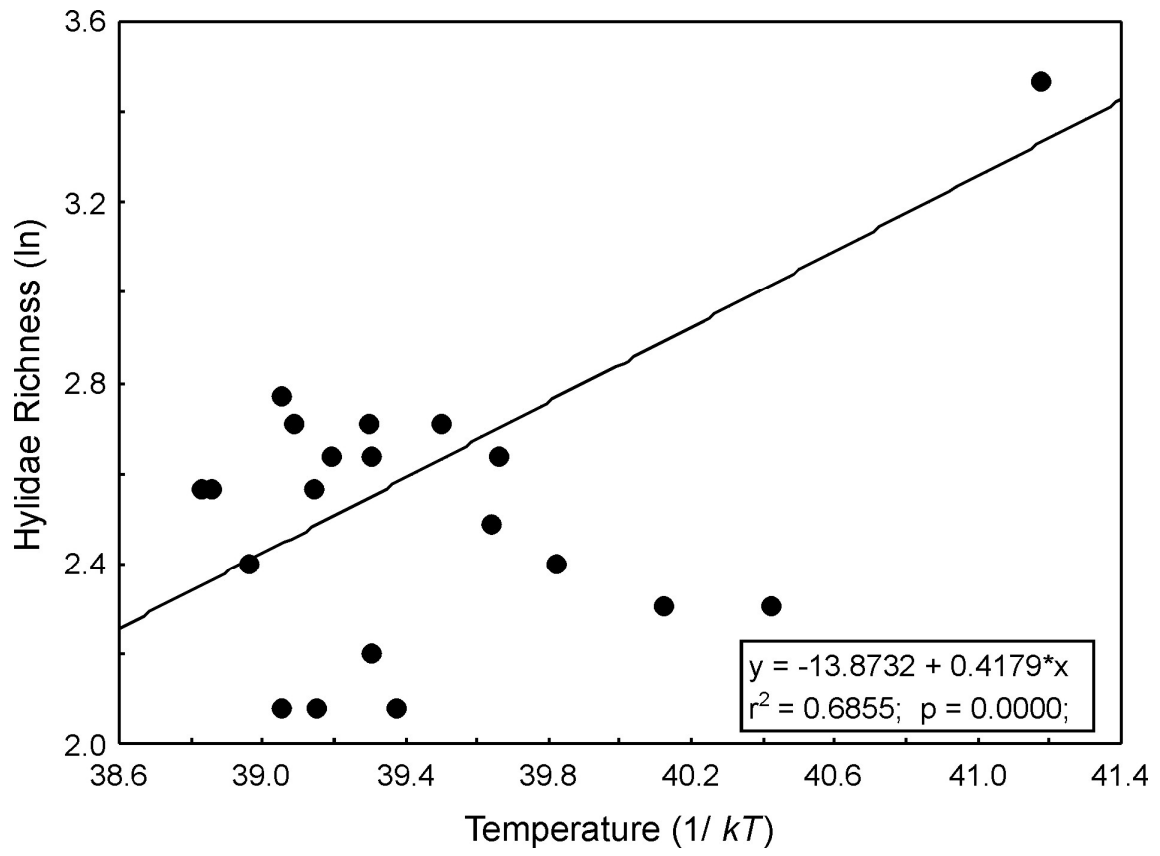
580 **Fig. 3.** (A) Slope of relationship between species richness and speciation rates (Species'
581 First Occurrence Ma^{-1}) as a function of average temperature ($1/kT$). (B) Relationship
582 between ln-transformed speciation rates and average temperature ($1/kT$).

583



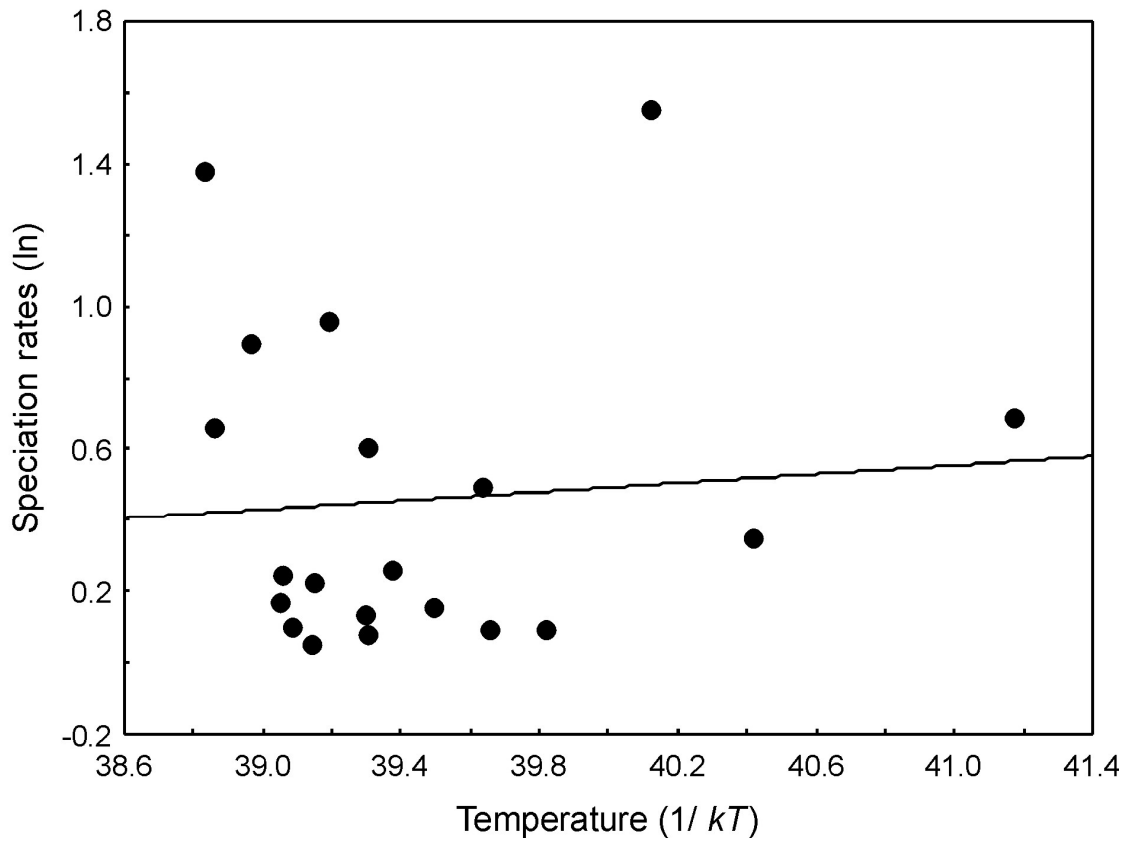
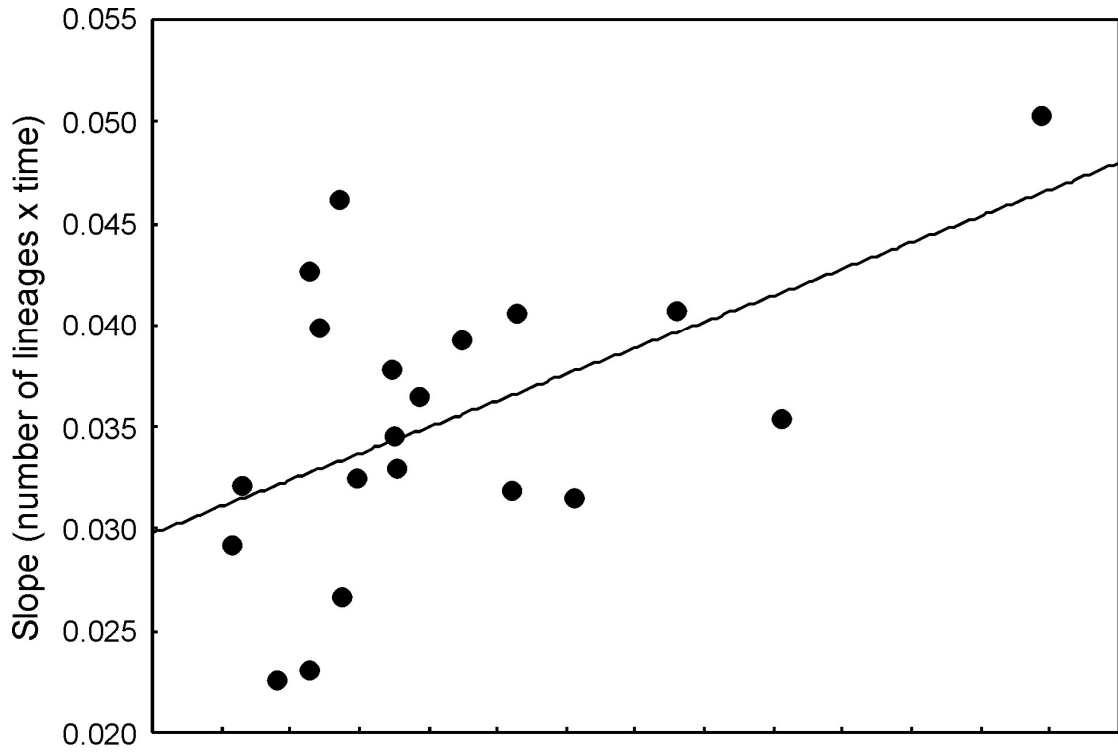
585
586
587
588

Figure 1



589
590
591
592
593
594
595

Figure 2



Temperature (1/ kT)
Figure 3

APÊNDICE 4.

O custo de assumir o desconhecido: o debate acerca do uso da teoria metabólica da ecologia para explicar os gradientes de riqueza

For: Ecology

Running head: Metabolic Theory and Richness Gradients

**The cost of assuming the unknown: the debate surrounding the use of the metabolic
theory of ecology to explain richness gradients**

FERNANDA A. S. CASSEMIRO^{1*} AND JOSÉ ALEXANDRE FELIZOLA DINIZ-FILHO²

¹*Graduate Program in Animal Biology, Universidade de Brasília (UnB), Brasília, DF, Brasil; e-mail: fernandacassemiro@gmail.com*

^{1,2}*Research group in Theoretical Ecology and Synthesis, Departament of Ecology, Universidade Federal de Goiás, CP 131, 74 001–970, Goiânia, GO, Brasil, e-mail: diniz@icb.ufg.br*

Author's e-mail address: fernandacassemiro@gmail.com

Abstract. The Metabolic Theory of Ecology (MTE) is based on models derived from first principles of thermodynamics and biochemical kinetics and predicts that the relationship between temperature and species richness of ectotherms should give a specific slope. Here we evaluate whether the magnitude of the deviations from the slope expected from the MTE's expected slope in empirical data is due to the violations in the model assumptions and lack of generality. For New World amphibians, the MTE predicted biodiversity patterns only at higher levels of organization and when assumptions of the basic model were not violated. About 60% of the predicted slope's deviations were due to violations of the assumptions. The hypothesis that richness patterns are a function of environmental temperature is too restrictive and does not take environmental/ecological processes into account. However, our results show that it would be possible to obtain multiple derivations of the MTE equation considering idiosyncrasies in spatial, biological/ecological issues that are essential to understanding biodiversity patterns.

Keywords: macroecology, diversity gradients, ectotherms, body size, spatial autocorrelation, temperature gradients, species richness, stationarity.

INTRODUCTION

The decrease in species richness from the tropics towards the poles is one of the oldest and most studied broad-scale biogeographic patterns (Hawkins 2001). The so-called “latitudinal gradients” in species richness occur across both dissimilar habitats (Rosenzweig 1995, Willig *et al.* 2003, Hillebrand 2004) and have been around for a long time (Crame 2001, Mittelbach *et al.* 2007). As these gradients have been the subject of many studies since the 19th Century, many hypotheses have been suggested to explain their origins and maintenance (e.g., Rohde 1992, Willig *et al.* 2003, Hawkins *et al.* 2003, Mittelbach *et al.* 2007). Recently, Brown *et al.* (2004) proposed the Metabolic Theory of Ecology (hereafter MTE) to explain *a priori* the allometric scaling of metabolic rates and subsequently derived mechanistic explanations for many ecological patterns, including the latitudinal gradients of species richness (see Allen *et al.* 2002, 2006).

According to the MTE, the latitudinal gradients in species richness are due to the increased kinetic energy in the tropics, being thus part of the more general group of climatic hypotheses for this pattern (see Hawkins *et al.* 2003, Currie *et al.* 2004). Based on first principles of thermodynamics and biochemical kinetics at the cellular level, Allen *et al.* (2002) proposed a model that starts by extending the assumption of energetic equivalence (see Damuth 1987) in a local assemblage of ectothermic organisms to include the effects of temperature driving the species’ metabolism. Then they showed that if this pattern is extended to vary along a temperature gradient, it follows that the logarithm of species richness should be linear, with a slope between -0.7 and -0.6 (where temperature is given as $1/kT$, being T the temperature expressed in Kelvin and k the Boltzmann’s constant in eV, equal to 8.62×10^{-5} ; see Brown *et al.* 2004). More recently, Allen *et al.* (2006) combined MTE and Kimura’s (1983) neutral theory of molecular evolution to developed a more general model in which the

higher input of energy in the tropics leads to increased mutation rates, driving evolutionary rates and, thereby eventually to higher species richness.

Despite this more complex evolutionary model, recent discussion around the empirical fit of MTE to latitudinal diversity gradients is still focused on the first model (see Hawkins et al. 2007*a, b*, Latimer 2007, Gillooly and Allen 2007). It is important to realize that MTE differs from most previous attempts to explain latitudinal gradients in species richness by making fairly precise predictions about the relationship between species richness and environment (i.e., temperature), which, in principle, makes the theory testable and falsifiable (O'Connor et al. 2007, del Rio 2008). The tests of the many available hypotheses developed to explain broad-scale richness patterns, on the other hand, are usually based on correlative approaches and at most in trying to derive unique predictions for correlations between richness and different components of environmental variation or historical processes (Hawkins et al. 2003, Currie et al. 2004, Mittelbach et al. 2007). Unfortunately, the empirical tests of the MTE applied to richness gradients have been controversial and the simple equation provided by Allen et al. (2002) does not seem to fit most empirical data (Hawkins et al. 2007*a*; see also Algar et al. 2007, Latimer 2007; but see Kaspari 2004, Marquet et al. 2004, Gillooly and Allen 2007).

According to del Rio (2008), the master equation of the MTE has two components: (i) an allometric component that predicts the relationship between metabolism and body mass; and (ii) a thermodynamic component that characterizes the effect of metabolism and temperature. Here we will emphasize a basic model of the MTE, based on its thermodynamic component, as proposed by Allen et al. (2002). Proponents of the MTE see these two components as being linked, although it has been argued that this link may be tenuous (O'Connor et al. 2007). More importantly, proponents argue that if the MTE predictions are

correct, this implies that assumptions at lower levels (i.e., energetic equivalence rule) are valid (del Rio 2008, Brown et al. 2004).

Inverting the above reasoning, perhaps at least in part lack of fit of empirical data to the Allen's et al. (2002) model (e.g., Hawkins et al. 2007*a, b*) may be caused by violation in the assumptions and the restrictions of the model that limits its generality and conceptual domain. If this is true, it would be possible to derive more complex equations to predict richness along energy gradients. Indeed, as noted by Hawkins et al. (2007*a, b*), part of the difficulty in applying the simple equation proposed by Allen et al. (2002) to different datasets is that the knowledge needed to verify whether fundamental assumptions of the basic model cited above are violated is lacking (although all original applications and tests by Allen et al. (2002) did not explicitly verify these assumptions as well). If the assumptions are too unrealistic and are usually not satisfied, the theory or model will fail to correctly predict the observed empirical pattern even when their basic principles are correct. Consequently, MTE will be rejected not because of fatal conceptual or theoretical flaws in its reasoning, but instead because the theory's application is extremely restrictive.

Empirical tests of MTE applied to richness gradients should then try to take into account different factors about assumptions, generality and conceptual domain that would lead to a false rejection of the model. First, there are explicit assumptions of the model, and the most important one is that average body size and total abundance do not vary across geographical space. Although it may be difficult to empirically test these assumptions, especially for invariance of mean abundance, Allen et al. (2002) point out that model should be particularly robust against violations in these assumptions. Moreover, these violations are unlikely to occur when dealing with large number of species and this leads to the prediction that MTE tests must be conducted for broadly defined groups (except if it is possible to verify that these two assumptions are not being violated).

Finally, because the model is derived based on the effects of temperature in a local assemblage and projected into the gradient, an implicit (statistical) assumption is that the same slope will appear across the gradient, and that pattern is stationary (see Cassemiro et al. 2007a). This also leads to the idea that, although temperature alone may not be the only explanation for richness gradients, other factors (e.g., productivity, habitat heterogeneity or historical effects) do not interact with temperature and create discontinuities and more complex patterns across the climatic gradient (which could be detected as non-stationarity) (see Hawkins et al. 2003, Whittaker et al. 2007).

In sum, the MTE would be empirically tested only if (i) ectothermic organisms are analyzed and (ii) for which richness patterns are evaluated at high organization levels (i.e. high taxonomic diversity) and for which (iii) body size and abundance do not vary across geographical space. The violations of any of these assumptions could result in b values different of predicted by MTE. Thus, in this study we tested the generality of the MTE by establishing where (in which geographical domains) and at which organizational level the theory correctly predicts spatial patterns in species richness. We examined how the spatial patterns in species richness of New World amphibians can be predicted by the MTE using a comparative approach and performing independent tests of MTE predictions at distinct levels of taxonomic hierarchy. Moreover, we tested the body size invariance assumption, which is a necessary condition for energetic-equivalence rule and evaluated if the ability of the MTE to correctly predict relationship between temperature and species richness is associated with biological properties (i.e., mean body size, geographic range characteristics) of the species group. In general, we examined the relationship between richness and temperature and evaluated quantitatively whether the magnitude of the deviations from the slope predicted by Allen's et al. (2002) model was a function of violation of conditions required for the test. Given that we found a relatively high amount of explanation for these deviations, our analyses

actually support MTE, under determined conditions, as a valid (but restrictive) conceptual model, and at the same time explain why it failed in predicting empirical richness patterns. This result indicate that it would be possible to obtain multiple derivations of the master equation proposed by Allen et al. (2002) that can incorporate more complex ecological and evolutionary idiosyncratic characteristics of organisms under analyses, which are essential to describing and understanding species richness patterns.

MATERIAL AND METHODS

Species and environmental data

We divided the New World into 4187 grid cells (1° of latitude and longitude). We obtained a temperature map from www.sage.wisc.edu/atlas, at a resolution of 0.5° (New et al. 1999), then resampled this map into 1° grid cells and transformed it into Kelvin units.

The distributions of 1344 species of amphibians in the New World were obtained from the Global Amphibian Assessment (GAA - see IUCN et al. 2008, available at <http://www.natureserve.org>). Species were classified into 41 genera, 21 families, 3 orders and 1 class, following the taxonomy available at Amphibiaweb (see also, Hillis 2007). For higher level groups, the latitudinal and longitudinal range limits were estimated by overlapping the geographic distribution of all species in the group.

Body size data of 289 species were also extracted from the Amphibiaweb database (2008) and from our own Neotropical database (see also Olalla-Tárraga et al. 2009). We used the maximum snout-to-vent length (SVL, in mm) for Anura, and maximum total length (TL, in mm) for Caudata and Gymnophiona. In the case of sexual dimorphism, we used the female length (although intraspecific variation will not be essential when comparing all these broad

taxa). Because the distribution of animal body sizes is often right skewed, arithmetic means are strongly influenced by the presence of large-sized species, and thus we calculated the average body length after logarithmic transformation (hereafter called mean body size) based on all species for which data was available in each taxonomic group.

Statistical analyses

We independently analyzed the effect of temperature on the species richness of each taxonomic group (Class, Order, Family and Genus), following Allen et al. (2002) and Brown et al. (2004). According to the thermodynamic model of MTE, the natural logarithm of species richness of ectotherms has a linear relationship with temperature. The model specifically predicts that when temperature is scaled as $1/kT$, where T is temperature in Kelvin and k is Boltzmann's constant (8.62×10^{-5} eV), the slope for the regression should fall between -0.6 and -0.7 (Brown et al. 2004). As in Brown et al. (2004), we used ordinary least square regression (OLS) to find both the coefficient of determination and the empirical slope of the linear relationship.

We analyzed the effect of region in the New World in which the MTE prediction was found, by calculating the highest, lowest and mean temperature ($1/kT$) within the range of each amphibian group. Following Cassemiro et al. (2007a), we also analyzed the relationship between richness and temperature using a Geographically Weighted Regression (GWR; see Fotheringham et al. 2002) for different amphibian groups. GWR estimates the regression parameters locally (i.e., at the cell level), allowing to evaluate the geographic patterns of variation in the slope (non-stationarity) and how it matches MTE prediction across geographic space. A significant non-stationarity would appear, for example, if the overall idea that effects of temperature (as a surrogate of energy; Clarke and Gaston 2006) appears more clearly in

northern faunas (Hawkins et al. 2003, Whittaker et al. 2007). GWR was fitted using a bi-squared kernel, optimizing the Akaike Information Criterion (AIC) to establish the bandwidth for defining neighbors, and an F-value was used to test the null hypothesis that the GWR model represents no improvement over a global OLS regression model. Also, the differences between AIC values of OLS and GWR regressions ($AIC_{ols-gwr}$) were used to analyze the existence of spatial structure (non-stationarity) in the data.

In order to determine whether our data violated the MTE assumption that there is no spatial variation in body size (or that this must be balanced by population abundance), we used mean body size of ten amphibian families and also performed a Trend Surface Analysis (TSA; Wartenberg 1985). TSA was used to model a linear trend in broad-scale geographic variations across the amphibians' species body size for each family by pairing the species' body size with the geographic range centroid (interspecific approach, sensu Gaston et al. 2008). We performed TSA with species body size data and used the coefficients of determination (r^2) of the TSA models as indicators of the variance in geometric mean body size that can be related to spatial coordinates. Thus, this analysis shows the relative importance of a spatial trend for interspecific variation in body size (Neter et al. 1996).

We also obtained the mean body size for each family, the total number of species (species pool) and the mean temperature within the species range. For the 10 more diversified amphibian families and for which body size data was available, we performed simple and multiple OLS regressions to evaluate which correlates best explain the slope predicted by the MTE. The correlates (explanatory variables) we used were total richness, mean body size, the coefficient of determination of TSA (body size trends), $AIC_{ols-gwr}$ (non-stationarity) and mean temperature within the geographic range of the species within each family. As a response variable, we used the slope of the relationship between temperature and species richness. This

allowed us to evaluate the impact of violating the main assumptions of the MTE in the estimated regression slopes.

Thus, with this analyses we aimed to determine: 1) if the estimated slope is statistically related to body size differences and ; 2) if the expected MTE slope is more likely to occur when dealing with more diversified taxa; 3) if the MTE can be found in more temperate regions, or in regions where the environmental gradients are stronger; 4) if families for which non-stationarity in richness is detected by GWR tends to deviate from MTE expectations. All analyses were performed in SAM 3.0 (Rangel et al. 2006).

RESULTS

Richness patterns

Overall, the richness of Amphibians follows the well-known latitudinal diversity gradient, with high-richness cells concentrated in tropical regions (Fig. 1a, b). The linear regression slope of temperature ($1/kT$) on species richness is -0.673 ($CI_{95\%} = -0.682, -0.663$; Fig. 1b). The temperature alone ($1/kT$) explains 77.4% of the variation in the logarithm of species richness, although a heteroscedastic distribution can be observed, forming a constraint envelope common in macroecological data (see Gaston and Blackburn 2000). The correlation was significant at $P < 0.043$ according to Duttileul's (1993) correction for spatial autocorrelation. As the confidence interval for the slope includes the value predicted by the MTE (-0.6 to -0.7), our analysis with the entire Class Amphibia supports Allen's et al. (2002) model based on the metabolic theory, even considering the effects of spatial autocorrelation.

However, the MTE predictions tend to be correct only for groups of species that are broadly defined (higher organizational levels; Fig. 2a). The slope value for the entire Class

Amphibia was equal to -0.67, but when we consider the Order level, slopes ranged from -0.627 to -0.022 and only Anura fit the MTE prediction. At the Family level, slopes varied between -0.73 and 0.158 and only 3 out of 21 analyzed families (Dendrobatidae, Hylidae and Leptodactylidae) fit the MTE prediction. Finally, at the Genus level, slopes ranged from -0.711 to 0.428 and only two out of 41 genera were correctly predicted by the MTE (see Supplement Table S1; Fig. 2a). Further, the coefficient of determination of the relationship between temperature and species richness was high only in those groups that are broadly defined (e.g., Class and Order; Fig. 2b), in accordance with Allen's et al. (2002) idea that the MTE prediction is not suitable for narrowly defined species groups.

The GWR analysis showed that MTE predictions for species richness vary across geographical space (see also Cassemiro et al. 2007a). The high values of F and r^2 of GWR for the entire Class Amphibia (of 1451.76 and 0.95, respectively) showed that there was an improvement of GWR in respect to the OLS model, and thus a highly significant non-stationarity was detected in the relationship. This pattern was mainly observed in groups that are broadly defined (*i.e.* Class and Order; Supplement Table S1).

The effect of violating MTE assumptions

Spatial patterns in body size varied across families (Table 1). For Salamandridae and Proteidae, TSA showed considerable spatial structure in the data ($r^2 = 0.88$ and 0.73 , respectively). Maps of body size patterns (not shown to conserve space). revealed that species found in northern regions are larger, as expected under Bergmann's rule (see Olalla-Tárraga and Rodríguez 2007). Notice that the slope of the relationship between temperature and species richness for these two families is different from that predicted by the MTE. On the other hand, the spatial structure in the body size of other families, such as Hylidae,

Leptodactylidae and Microhylidae, is weak ($r^2 = 0.02, 0.17$ and 0.2 , respectively).

Interestingly, for these three families, the MTE accurately predicted the slope of the relationship between species richness and temperature.

The slope found in the relationship between species richness and temperature follows a pattern to some degree. In general, the slope expected ($-0.7 - -0.6$) is found in amphibian groups with a higher species pool ($r^2 = 0.21$; $P \ll 0.001$; Fig. 3). Moreover, when we consider that the mean body size of each group can be used to explain the slope predicted by MTE, the pattern is unclear. It seems that the MTE fit better for amphibians with smaller body size than for larger ones, although this relationship is not significant (Table 1). Our analyses also show that groups for which predicted slopes are observed tend to be distributed between T_{mean} 38.96 and 40.95 $1/kT$, and these indicate the subtropical climates and mountainous (Andes) regions with mild temperatures (see Supplement: Table S1). This is strong evidence that the other potential drivers of diversity patterns in Amphibians, besides temperature, as observed in our GWR analyses, should vary in space, and this way may be structured at a regional scale.

However, the OLS multiple regression (Table 2) of observed slope against all these correlates across the 10 families for which more data was available shows that the variables mean body size, spatial structure of body size (r^2 of TSA), species richness, $AIC_{ols-gwr}$ and mean temperature explain 60.8% of variation of slope predicted by MTE. The OLS regression showed that species richness is the predictor variable with the largest effect, explaining alone 55.5% of the variation of the slope found, followed by mean temperature (27.7%), r^2 of TSA (24.5%), mean body size (23.4%) and $AIC_{ols-gwr}$ (1.6%). Thus, Allen's et al. (2002) model tends to fit data mainly when dealing with very diversified groups in temperate regions.

DISCUSSION

We found support for the thermodynamic model of MTE (see Allen et al. 2002, Brown et al. 2004) when we analyzed species richness patterns for broadly defined taxonomic groups, such as class and order, which supports the theory better applies to high taxonomic levels. However, the local regression analysis using GWR revealed considerable non-stationarity, indicating that the fit of MTE models for richness are not the same across different regions (see Cassemiro *et al.* 2007a). This result calls attention to an important spatial issue that Brown *et al.* (2004) did not explicitly take into account and that may reflect an overall macroecological pattern - temperature may be more important in northern temperate regions (Hawkins et al. 2003, Whittaker et al. 2007).

The assumption of spatial stationarity for a robust test of the MTE should be considered. More complex spatial structures were observed when performing GWR analysis or other types of spatial regression (also see Cassemiro et al. 2007a). Indeed, spatial autocorrelation intrinsic to species richness maps (see Cassemiro *et al.* 2007b) may cause potential problems in testing the MTE. If spatial autocorrelation is left in OLS regression residuals, hypothesis testing may be biased and it then becomes necessary to adopt an explicit spatial regression approach to test hypotheses on particular values of the regression slope. Besides, both non-spatial (e.g., OLS) and spatial regression (e.g., autoregressive) models assume that the relationship between response and predictor variables applies equally to the entire study area (spatial stationarity) and thus provides an “average” of the entire area. Thus, although violation of the stationarity assumption in spatial regression may create difficulties in generalizing their results and thus in the application of models that incorporate non-stationarity, which may be useful in revealing more complex spatial structures when we test the MTE predictions (see Jetz et al. 2005). Even so, in our multiple regression analysis with

New World amphibians, showed that the effect of non-stationarity is not strongly correlated with deviations from the predictions of the MTE.

Moreover, when deconstructing species richness based on taxonomic levels, we found that the causes of the underlying spatial patterns in amphibian richness may be not so simple. The slope of the relationship between species richness and temperature at higher taxonomic levels is consistent with that predicted by the MTE. Therefore, when the species pool is large, temperature affects richness as predicted by the MTE, although non-stationarity is still observed. In contrast, for narrowly defined groups, like most families and genera, temperature did not explain species richness patterns and observed slopes diverge widely from the expected slope. Even so, in species-rich groups there should be a smaller variance in the spatial pattern of species richness than in species-poor groups. Consequently, it is expected that the slope predicted by the MTE fits better in more diversified groups, even at lower taxonomic levels.

del Rio (2008) suggests that support for the MTE is found only in higher levels of organization for several reasons: the equation may capture the effect of variation only at lower levels; this may allow simpler models of upper-level phenomena to be built; and, likely, because the metabolic equation of the MTE may be one such sufficient parameter or equation. If sufficient parameters are based on a robust result, they can lead to descriptions of upper-level phenomena that are independent of the fine details of variation at lower levels (del Rio 2008). Even so, in their seminal paper about the MTE predictions, as well as in subsequent papers, Brown *et al.* (2004) warn about the use of correct data to evaluate the MTE, in which body size and abundance must be spatially invariable. Likewise, Hawkins *et al.* (2007*a, b*) also stressed the importance of evaluating how violations in underlying assumptions will affect the shape of the relationship between species richness and temperature. Data on

abundance at broad spatial scales is difficult to obtain, especially for many different species, but it is possible to test patterns in body size (see also below).

The spatial variation of body size was clear in our results. In general, families that showed high spatial structure in body size also showed b values far from the MTE prediction, whereas those that showed a low spatial variation in body size, tended to better fit the slope predicted by the MTE. In fact, the invariance of body size across geographical space seems to be decisive for a good fit of the MTE in our amphibian data because families with a larger body size showed high spatial variation, while families with smaller body sizes show the reverse trend. According to Olalla-Tárraga and Rodríguez (2007), the body size of amphibians increases towards the north following a clear Bergmann's rule gradient for anurans. Aside from the violation of this assumption, the high richness of small-bodied species in lower latitudes and large-bodied species in higher latitudes probably leads to a variation in abundance as well (Lawton 1990, Srivastava and Lawton 1998), which is not favorable for the MTE (Allen et al. 2002).

Thus, knowing how body size varies along temperature gradients will allow a more generalized version of the model of Allen et al. (2002) to be developed. Based on the equations in Allen et al. (2002), if average body mass changes across a temperature gradient, then nonlinear relationships between temperature and species richness can be expected. However, these issues may be critical for understanding how violating the assumptions of body size and density invariance affects predictions of the model (Hawkins et al. 2007a). In their paper with North American amphibians, Allen et al. (2002) found support for MTE predictions, although they ignored many of the issues cited above.

Our analyses revealed that the species pool is the predictor variable with the strongest effect on the slope predicted by the MTE, followed by mean temperature within species ranges, body size patterns and, finally, spatial structure. When modeling the effects of these

variables against observed slopes for the relationship between richness and temperature, we observed that approximately 60% of the predicted slope's deviations from that of the MTE are a function of violations of the assumptions. Thus, analyzing poorly diversified groups and groups with clear spatial patterns of variation in body size provides a lack of fit between observed data and the MTE predictions. In general, when these assumptions are respected, the probability of finding the expected slope value is higher. However, 40% of variation in the observed slopes in our analysis was not explained by violating the assumptions measured here.

Aside from the issue of violating assumptions cited above, it is important to emphasize that other factors (environmental/ecological) may influence species richness patterns as well, and that even proponents of the MTE did not claim that temperature is the only driver of these patterns. Meehan et al. (2004) suggest that a model which includes temperature ($1/kT$), body mass and productivity explains patterns of species richness better than temperature alone. Indeed, temperature is not a good predictor of species richness in low latitudes where there is a large amount of energy, while in higher latitudes, energy is a more important driver of diversity (Whittaker et al. 2007, Hawkins et al. 2003). Thus, for both species richness patterns (Hawkins et al. 2007a, b) and body size (Rodríguez et al. 2008), temperature is not considered to be a unique, or even important, predictor variable. To explain the body size spatial pattern, the "heat balance hypothesis" (*sensu* Blackburn et al. 1999), which takes into account temperature, evapotranspiration and light input in the environment, seems to be the most suitable for amphibians (Olalla-Tárraga and Rodríguez 2007). This may explain why our model to predict deviations in the observed slopes is not fully explained by deviations in the assumptions.

Furthermore, other studies have shown that multiple ecological and evolutionary mechanisms contribute to the latitudinal diversity gradient (Ricklefs et al. 1999, Currie et al.

2004, Hawkins et al. 2003, Cassemiro et al. 2007*b*, Hawkins et al. 2007*a, b*, Whittaker et al. 2007, Urbina-Cardona and Loyola 2008). Thus, it is likely that species richness is also driven by multiple factors, and not solely by temperature and water. For instance, Allen et al. (2006) proposed integrating the evolutionary-rates hypothesis with metabolic theory, using population genetics models to predict how temperature influences rates of genetic divergence among populations and rates of speciation. This model predicts that rates of speciation increase towards the tropics, and proposes that metabolic rates of individuals are the primary determinant of evolutionary rates (see also Allen and Gillooly 2006, for more recent derivation of the MTE see Allen and Gillooly 2009, Wang et al. 2009).

In summary, we tested the generality of the MTE in this study by establishing in which situations the theory correctly predicts spatial patterns in species richness. We found that for amphibians, the MTE is able to predict species richness patterns only at higher levels of organization and when assumptions of the basic model are not violated. Given that these assumptions are hardly found in nature, it is clear from our analyses that the hypothesis that richness patterns are a function of environmental temperature on the energy kinetic of organisms is a simplified assumption that overlooks other operative processes (environmental/ecological). Our analyses show that proponents of the MTE are paying the cost for establishing restrictive assumptions that are hard to test in the real world and that create difficult problems for testing the model. The debate around the empirical validity of the MTE would produce different results if assumptions were strictly valid and thus a restrictive model could be applied. However, because violations in the assumptions explained a relatively large amount of the deviation from the expected slope, it is possible to maintain the key principles of the MTE and obtain multiple derivations of the master equation proposed by Allen et al. (2002), in order to broaden the theory's application. These derivations can take idiosyncrasies in spatial, biological and ecological issues into account,

which are essential to describing and understanding species richness patterns (see also Agutter and Wheatley 2004). We agree with del Rio (2008) that progress in the MTE depends on expanding the family of models that constitute the theory, as much as on the rigor with which we contrast its predictions with data and experimental results.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Andrew Clarke, David Currie, Thiago F. Rangel and anonymous referee for useful comments. Work by F.A.S.C. is supported by a CAPES doctoral fellowship, whereas J.A.F.D.-F. was continuously supported by several CNPq and FUNAPE/UFG grants.

LITERATURE CITED

Agutter, P. S., and D. N. Wheatley. 2004. Metabolic scaling: consensus or controversy?

Theoretical Biology and Medical Modelling 1:1–13.

Allen, A. P., J. H. Brown, and J. F. Gillooly. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics and the energetic equivalence rule. *Science* 297:1545–1548.

Allen, A. P., and J. F. Gillooly. 2006. Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. *Ecology Letters* 9:947–954.

Allen, A. P., J. F. Gillooly, V. M. Savage, and J. H. Brown. 2006. Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:9130–9135.

Allen, A. P., and J. F. Gillooly. 2009. Towards an integration of ecological stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient cycling. *Ecology Letters* 12:369–384.

- AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. 2008. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available: <http://amphibiaweb.org/>.
- Blackburn, T. M., K. J. Gaston, and N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5:165–174.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789.
- Cassemiro F. A. S., B. S. Barreto, T. F. L. V. B. Rangel, and J. A. F. Diniz-Filho. 2007a. Non-stationarity, diversity gradients and the metabolic theory of ecology. *Global Ecology and Biogeography* 16:820–822.
- Cassemiro, F. A. S., J. A. F., Diniz-Filho, T. F. L. V. B. Rangel, and L. M. Bini. 2007b. Spatial autocorrelation, model selection and hypothesis testing in geographical ecology: Implications for testing metabolic theory in New World amphibians. *Neotropical Biology and Conservation* 2:119–126.
- Clarke, A., and K. J. Gaston. 2006. Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B* 273:2257–2266.
- Crame, J. A. 2001. Taxonomic diversity gradients through geological time. *Diversity and Distributions* 7:175–189.
- Currie, D. J., G. G. Mittelbach, H. V. Cornell, R. Field, J.-F. Guégan, B. A. Hawkins, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, T. Oberdorff, E. O'Brien, and J. R. G. Turner. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7:1121–1134.
- Damuth, J. 1987. Interspecific allometry of population-density in mammals and other animals: the independence of body-mass and population energy-use. *Biological Journal of the Linnean Society* 31:193–246.

- del Rio, M. C. 2008. Metabolic theory or metabolic models? *Trends in Ecology and Evolution* 23:256–260.
- Dutilleul, P. 1993. Modifying the t-test for assessing the correlation between 2 spatial processes. *Biometrics* 49:105–314.
- Fotheringham, A. S., C. Brunsdon, and M. Charlton. 2002. Geographically weighted regression: the analysis of spatially varying relationships. Wiley, Chichester.
- Gaston, K. J., S. L Chown, and K. L. Evans. 2008. Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography* 35:483–500.
- Gillooly, J. F., and A. P. Allen. 2007. Linking global patterns in biodiversity to evolutionary dynamics using metabolic theory of ecology. *Ecology* 88:890–1894.
- Hawkins, B. A. 2001. Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology and Evolution* 16:470.
- Hawkins, B. A., R. Field, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. F. Guégan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien, E. E. Porter, and J. R. G. Turner. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3105–3117.
- Hawkins, B. A., Albuquerque, F. S., Araújo, M. B., Beck, J., Bini, L.M., Cabrero-Sañudo, F.J., *et al.* 2007a. A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology* 88:1877–1888.
- Hawkins, B. A., J. A. F. Diniz-Filho, L. M. Bini, M. B. Araújo, R. Field, J. Hortal, J. T. Kerr, C. Rahbek, M. Á. Rodríguez, and N. J. Sanders. 2007b. Metabolic theory and diversity gradients: where do we go from here? *Ecology* 88:1898–1902.
- Hillebrand, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist* 163:192–211.
- Hillis, D. M. 2007. Constraints in naming parts of the Tree of Life. *Molecular Phylogeny and Evolutionary* 42:331–338.

- Jetz, W., C. Rahbek, and J. W. Lichstein. 2005. Local and global approaches to spatial data analysis in ecology. *Global Ecology and Biogeography* 14:97–98.
- Kaspari, M. 2004. Using the metabolic theory of ecology to predict global patterns of abundance. *Ecology* 85:1800–1802.
- Kimura, M. 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Latimer, A. M. 2007. Geography and resource limitation complicate metabolism-based predictions of species richness. *Ecology* 88:895–1898.
- Lawton, J. H. 1990. Species richness and population dynamics of animal assemblages. Patterns in body size: abundance space. *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 330:283–291.
- Marquet, P. A., F. A. Labra, and B. A. Maurer. 2004. Metabolic ecology: linking individuals to ecosystems. *Ecology* 85:1794–1796.
- Meehan, T. D., W. Jetz, and J. H. Brown. 2004. Energetic determinants of abundance in winter landbird communities. *Ecology Letters* 7:532–537.
- Mittelbach, G. G., D. W. Schemske, H. V. Cornell, A. P. Allen, J. M. Brown, M. B. Bush, S. P. Harrison, A. H. Hurlbert, N. Knowlton, H. A. Lessios, C. M. McCain, A. R. McCune, L. A. McDade, M. A. McPeck, T. J. Near, T. D. Price, R. E. Ricklefs, K. Roy, D. F. Sax, D. Schluter, J. M. Sobel, and M. Turelli. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10:315–331.
- Neter, J., M. H. Kutner, C. J. Nachtsheim, and W. Wasserman. 1996. *Applied linear statistical models*. Irwin, Chicago.
- New, M. G., M. Hulme, and P. D. Jones. 1999. Representing 20th century space-time climate variability. I: Development of a 1961–1990 mean monthly terrestrial climatology. *Journal of Climate* 12:829–856.

- O'Connor, M. P., S. J. Kemp, S. J. Agosta, F. Hansen, A. E. Sieg, B. P. Wallace, J. N. McNair, and A. E. Dunham. 2007. Reconsidering the mechanistic basis of the metabolic theory of ecology. *Oikos* 116:1058-1072.
- Ollala-Tárraga, M. Á., and M. Á. Rodríguez. 2007. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and Biogeography* 16:606– 617.
- Rangel, T. F. L. V. B., J. A. F. Diniz-Filho, and L. M. Bini. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15:321–327.
- Ricklefs, R. E., R. E. Latham, and H. Qian. 1999. Global patterns of tree species richness in moist forests: distinguishing ecological influences and historical contingency. *Oikos* 86:369–373.
- Rodríguez, M. Á., M. Á. Olalla-Tárraga, and B. A. Hawkins. 2008. Bergmann's rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere. *Global Ecology and Biogeography* 17:274–283.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514–527.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Srivastava D. S., and J. H. Lawton. 1998. Why More Productive Sites Have More Species: An Experimental Test of Theory Using Tree - Hole Communities. *American Naturalist* 152:510–529.
- Urbina-Cardona, J. L., and R. D. Loyola. 2008. Applying niche-based models to predict endangered-hyloid potential distributions: are neotropical protected areas effective enough? *Tropical Conservation Science* 1:417–445.

- Wang, Z., J. H. Brown, Z. Tang, and J. Fang. 2009. Temperature dependence, spatial scale, and tree species diversity in eastern Asia and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0905030106].
- Wartenberg, D. 1985. Canonical trend–surface analysis: a method for describing geographic patterns. *Systematic Zoology* 34:259–279.
- Whittaker, R. J., D. Nogués-Bravo, and M. B. Araújo. 2007. Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins et al. (2003) using European data for five taxa. *Global Ecology and Biogeography* 16:76–89.
- Willig, M. R., D. M. Kaufman, and R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:273–309.

1 TABLE 1. Explanatory variables of the slope expected under the Metabolic Theory of Ecology
 2 for ten amphibian families of the New World. (\overline{BS} : Mean body size; n = number of species
 3 with body size data; r^2 = coefficient of determination showing the body size spatial structure
 4 obtained by Trend Surface Analysis (TSA); S = species richness; Tmean = mean temperature
 5 ($1/kT$) within the range of each family; $AIC_{OLS} - GWR$ = difference between the Akaike
 6 information criterion obtained by ordinary least square and geographically weighted
 7 regressions; b_{obs} : slope of the relationship between temperature ($1/kT$) and species richness).

| Families | \overline{BS} | TSA | | | S | Tmean | $AIC_{OLS} - GWR$ | b_{obs} |
|-----------------|-----------------|-----|-------|-------|-----|-------|-------------------|-----------|
| | | n | r^2 | P | | | | |
| Ambistomatidae | 146.62 | 8 | 0.27 | 0.242 | 16 | 41.82 | 904.926 | -0.132 |
| Bufo | 86.12 | 32 | 0.24 | 0.019 | 117 | 40.48 | 977.13 | -0.273 |
| Centrolenidae | 28.58 | 10 | 0.57 | 0.134 | 43 | 39.25 | 83.873 | 0.094 |
| Hylidae | 52.12 | 73 | 0.02 | 0.233 | 297 | 39.99 | 2872.136 | -0.615 |
| Leptodactylidae | 71.06 | 30 | 0.17 | 0.027 | 433 | 39.39 | 1456.485 | -0.730 |
| Microhylidae | 39 | 13 | 0.2 | 0.256 | 44 | 39.15 | 770.178 | -0.570 |
| Plethodontidae | 158.89 | 68 | 0.21 | 0.003 | 113 | 40.28 | 782.418 | 0.123 |
| Proteidae | 262 | 5 | 0.73 | 0.028 | 5 | 40.89 | 14.162 | -0.019 |
| Ranidae | 85.96 | 22 | 0.02 | 0.597 | 38 | 41.23 | 3066.506 | -0.015 |
| Salamandridae | 157.33 | 6 | 0.88 | 0.065 | 6 | 40.93 | 33.124 | -0.015 |

8

9

10 TABLE 2. Coefficient of determination (r^2) and standardized partial slope (with corresponding
 11 P-values) of the observed slope according to MTE (log species richness against temperature)
 12 against each of the six explanatory variables, using data from ten amphibian families (see
 13 Table 1). The R^2 at the end of the table indicates the coefficient of determination of all MTE
 14 slope against all explanatory variables.

| Explanatory Variables | r^2 | Standardized Partial Slope | P |
|-----------------------|-------|----------------------------|-------|
| Species richness | 0.555 | -0.594 | 0.013 |
| Temperature mean | 0.277 | 0.093 | 0.164 |
| Body size | 0.234 | 0.134 | 0.157 |
| r^{2*} | 0.245 | 0.137 | 0.146 |
| $AIC_{OLS} - GWR$ | 0.16 | 0.027 | 0.251 |
| Multiple R^2 | 0.608 | -1.499 | 0.429 |

15 $*r^2$ = coefficient of determination showing the body size spatial structure obtained by Trend
 16 Surface Analysis (TSA).

17 FIGURE LEGENDS

18

19 FIG. 1 (a). Relationship between ln-transformed species richness of amphibians and
20 temperature for 4187 cells ($1^\circ \times 1^\circ$ latitude-longitude), covering the American continent.

21 Temperature is expressed as $1/kT$, where k is Boltzmann's constant and T is the average

22 annual temperature in degrees Kelvin; and (b) Spatial patterns of Amphibian richness (ln) in

23 the New World.

24

25 FIG. 2 (a). Relationship between various organizational levels of amphibians and the slope of

26 (ln-species richness and temperature ($1/kT$)); and (b) Relationship between various

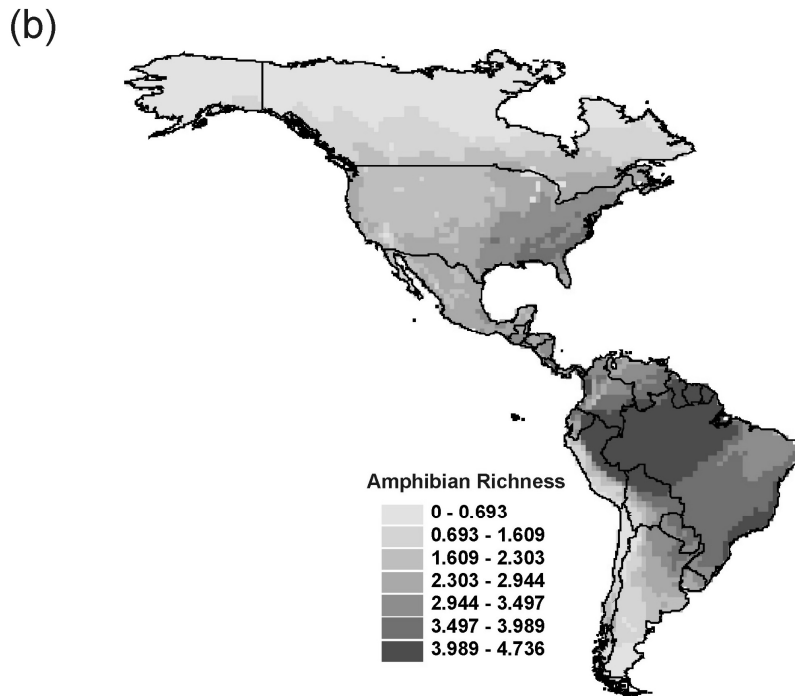
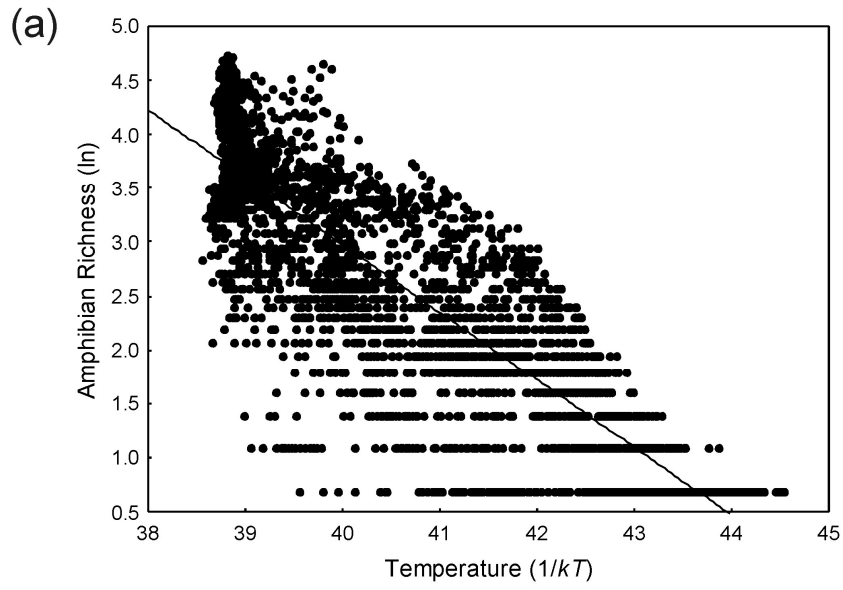
27 organizational levels of amphibians and the coefficient of determination (r^2) of the

28 relationship between ln-species richness and temperature ($1/kT$).

29

30 FIG. 3 Relationship between species richness of amphibians groups and the slope of (ln-

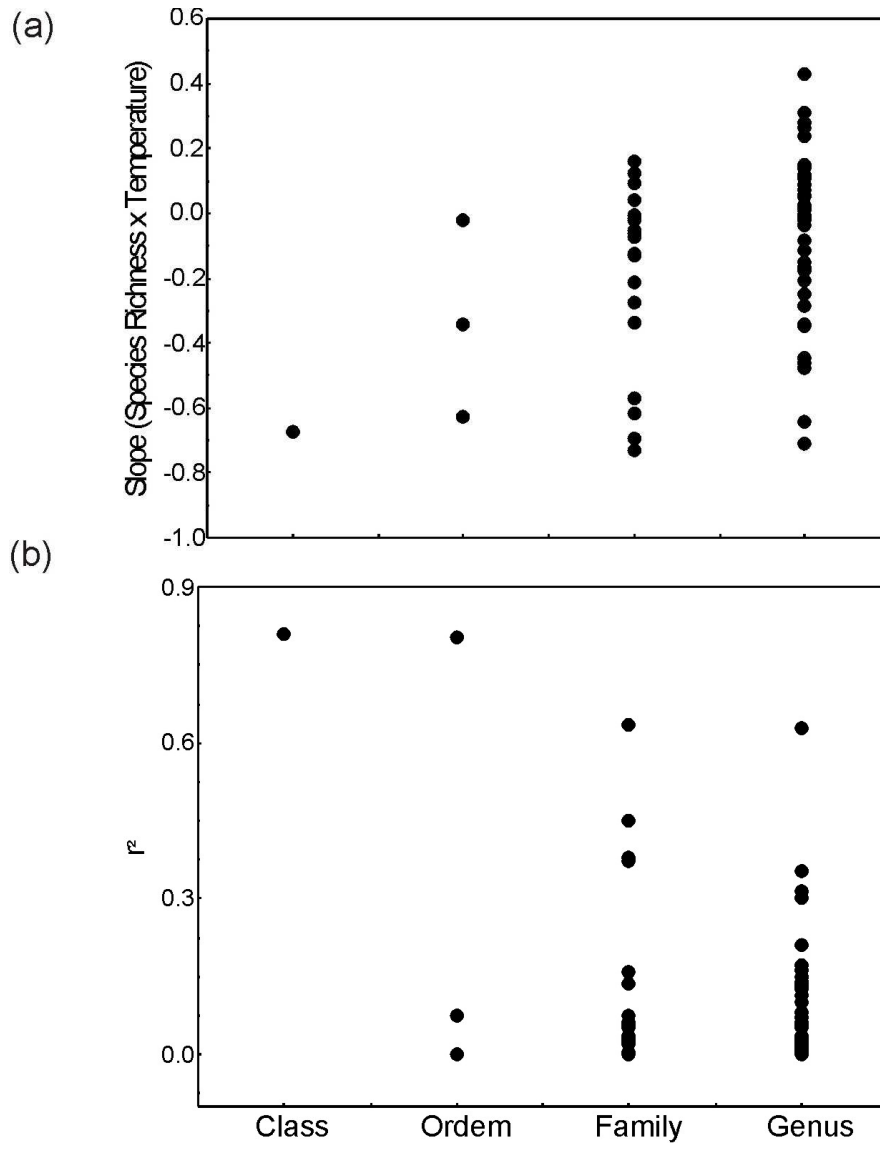
31 species richness and temperature ($1/kT$) of the OLS regression.



32

33

Figure 1

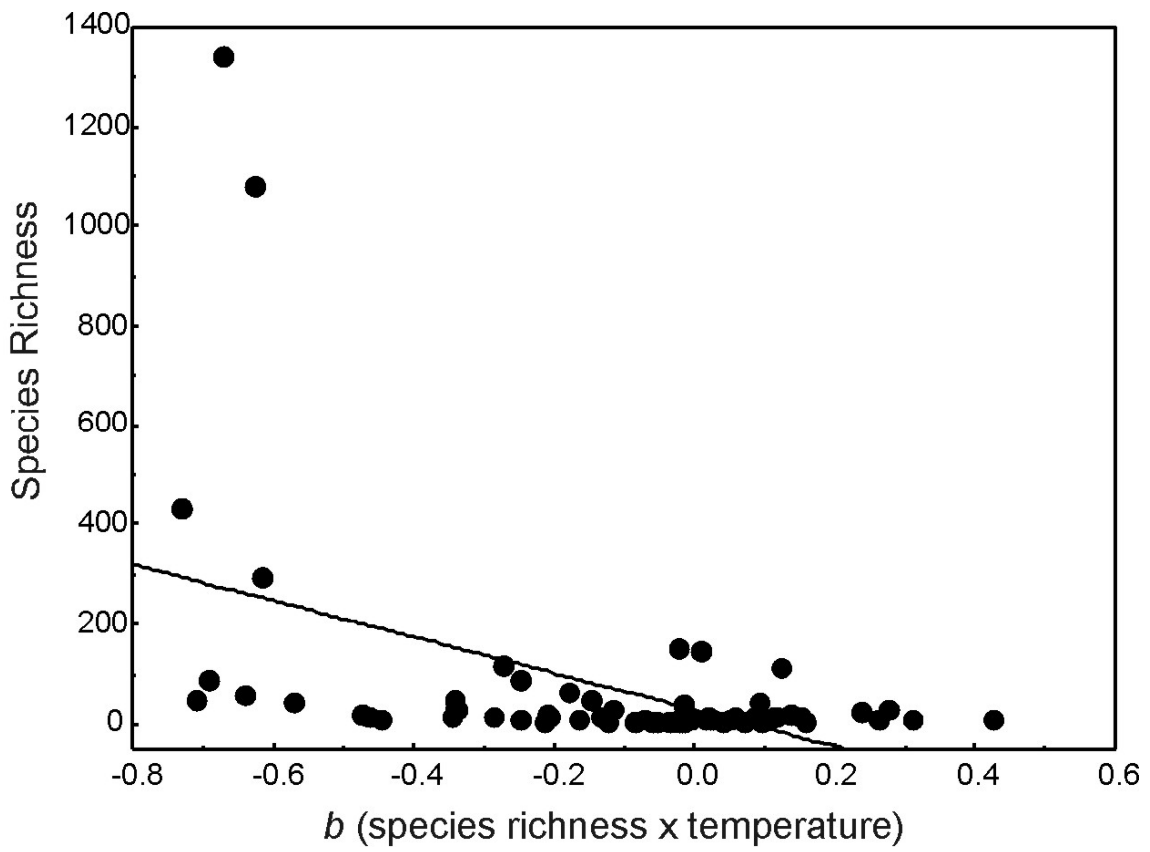


34

35

36

Figure 2



37

38

39

40

41

42

Figure 3